

TESIS DOCTORAL

**VARIACIONES EN EL
COMPORTAMIENTO DE LOS MACHOS
ADULTOS DE UNA COLONIA DE
BABUINOS HIBRIDOS (*Papio spp*)
EN DOS SITUACIONES DE
ALIMENTACION**

por Carlos Gil Burmann

Director de la Tesis: Fernando Peláez del Hierro

presentada en la FACULTAD DE PSICOLOGIA de la
UNIVERSIDAD AUTONOMA DE MADRID para la obtención
del Grado de Doctor en Psicología.

Madrid, 1991

T/123

DEPARTAMENTO DE PSICOLOGIA BIOLOGICA Y DE LA SALUD

FACULTAD DE PSICOLOGIA

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE MADRID

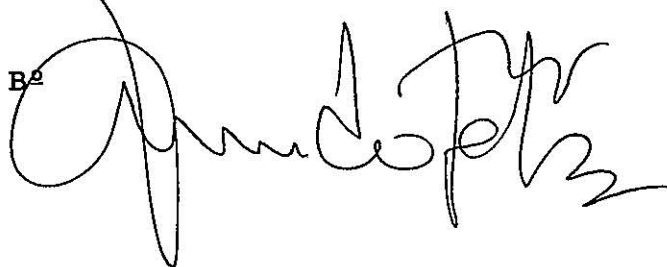
Dr. Fernando Peláez del Hierro

Director de la Tesis Doctoral Variaciones en el
Comportamiento de los Machos Adultos de una Colonia de
Babuinos Híbridos (*Papio spp*) en Dos Situaciones de
Alimentación.

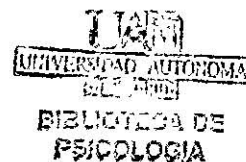
Madrid, Noviembre de 1991

Vº Bº

R. U. 13.743



1



x-54-073767-3

AGRADECIMIENTOS

Cuando hay tantas personas que agradecer la colaboración, ayuda y apoyo de este trabajo, es difícil establecer un orden cuantitativo o cualitativo de los agradecimientos, pero lo intentaremos.

Primeramente le doy las gracias a mi mujer, Elena, que aunque no sabe nada de monos, ha sufrido desde el principio la gestación de esta tesis. Dichos sufrimientos han consistido en olvidarse de las vacaciones y de muchos fines de semana, de largas separaciones debidas a mis estancias en Alemania, tener que abandonar tres meses nuestra casa para costear con su alquiler mi primera estancia, etc., y a pesar de éstos y otros sufrimientos más, me ha apoyado en todo momento. Muchas gracias.

Otra persona, ésta si que sabe de monos y mucho, que también ha vivido toda la gestación de este estudio ha sido mi director de tesis y amigo Fernando Peláez. Gracias a sus consejos, ayuda, correcciones, charlas y discusiones he aprendido mucho sobre etología y primatología. Si yo he sido la "madre de la criatura", él ha sido indudablemente el padre. Muchas gracias también.

Por seguir con el parentesco, también tengo que dar muchas gracias a la "familia alemana" que trabajaron conmigo en el Deutsches Primatenzentrum de Göttingen. De ellos

destacaría a Dietmar Zinner, Mauvis Gore y Werner Kaumanns que me ayudaron en mis primeros contactos con los diversos programas de ordenador, orientación bibliográfica, etc. y cuyos sabios comentarios y charlas sobre el proyecto de tesis fueron muy valiosos para mi formación investigadora. También contribuyó a ello el DAAD (Deutscher Akademischer Austauschdienst) con la concesión de una beca de estancia en Göttingen.

También tengo que agradecer a todas las personas que de alguna manera han colaborado y me han ayudado en la Facultad de Psicología de la UAM, especialmente a algunos profesores de mi Departamento. Gracias por tanto a Angela Loeches, Jaime Iglesias, Juan Manuel Serrano, Victor Rubio, Nacho Monteorio, Chus Froján, Gloria Llorente, etc. y un especial agradecimiento a Nacho Montero por su orientación estadística y a nuestros colaboradores Adolfo Urquía y Paloma Villareal por la ayuda con los datos y plantillas de registro.

También quiero expresar mi agradecimiento a la Dirección del Zoo de Madrid por facilitar el acceso y las condiciones experimentales de alimentación en la colonia de babuinos, así como a los cuidadores que colaboraron en la dispersión de la comida.

Existen más personas que directa o indirectamente han contribuido o ayudado de alguna manera en esta tesis doctoral. Gracias a todos.

INDICE

PRESENTACION

Presentación.....	1
-------------------	---

INTRODUCCION

Estructura social en primates.....	7
Vida en solitario vs en grupo.....	12
Estructura social y relaciones competitivas entre hembras.....	19
Contribución del macho a la estructura social.....	27
Distribución de los recursos alimenticios.....	32
Babuinos: estructuras sociales y competición por el alimento.....	34
Hibridación en babuinos.....	38

OBJETIVOS

Objetivos.....	42
----------------	----

MATERIAL Y METODO

Colonia de babuinos	
Instalaciones.....	45
Individuos.....	49
Individuos observados.....	52
Alimentación de los babuinos.....	53
Aparatos utilizados.....	54

Situaciones experimental y control.....	55
Situación concentrada.....	57
Situación dispersa.....	57
Situación control.....	58
Estrategias de recogida de datos.....	59
Sesiones de observación.....	60
Filmación en el cuarto interior.....	61
Estrategias de muestreo y de registro utilizadas...	62
Categorías de conducta observadas.....	66
Proximidad espacial.....	67
Conductas de cohesión del harén.....	67
Conductas agonísticas.....	69
Patrones de actividad.....	71
Conductas de alimentación.....	71
Resumen esquemático.....	74
Análisis de los datos	
Estructura social de la colonia.....	75
Influencia de la distribución del alimento	
en el comportamiento de los machos.....	77

RESULTADOS

Estructura social de la colonia

Descripción de la colonia mediante criterios espaciales
y sociales

1. Situación control.....	81
---------------------------	----

Cohesión espacial en la situación control.....	86
2. Situación experimental.....	87
Comparación de la estructura social en las situaciones control y experimental mediante criterios espaciales y sociales.....	92
Comparación de la cohesión espacial en las situaciones experimental y control.....	97
Resumen.....	99
Conductas cohesivas de los machos y de las hembras en las distintas situaciones y períodos	
Conductas cohesivas de los machos en las distintas situaciones y períodos.....	100
Pastoreo.....	101
Seguimiento.....	102
Espulgamiento.....	103
Conductas cohesivas de las hembras en las distintas situaciones y períodos.....	104
Seguimiento receptor.....	104
Espulgamiento receptor.....	105
Relación de la edad de los machos con las conductas cohesivas.....	107
Relación entre las conductas cohesivas en cada situación con los índices de proximidad espacial.....	112
Resumen.....	115

Conductas agonísticas de los machos en las distintas
situaciones y períodos

Agresiones con contacto.....	117
Agresiones sin contacto.....	119
Tensión.....	121
Desplazamientos.....	123
Comportamientos de saludo.....	125
Resumen.....	127

Patrones de actividad

Locomoción.....	128
Inactividad.....	130
Resumen.....	131

Conductas de alimentación

Tiempos de alimentación.....	133
Tiempos de alimentación totales.....	134
Tiempos de alimentación en el cuarto interior.....	135
Tiempos de alimentación en el recinto exterior.....	136
Tiempos de alimentación en las distintas zonas.....	137
Número y duración de los intervalos de alimentación.....	140
Latencias de acceso al alimento.....	145
Interferencias por el alimento.....	147
Alimentación de los visitantes.....	151
Resumen.....	152

DISCUSION

Estructura social de la colonia de babuinos.....	156
Influencia de la distribución del alimento en la estructura social.....	161
Estrategias de alimentación.....	171
Conflicto de los machos entre alimentarse y controlar..	177
Influencia de la distribución del alimento en las conductas cohesivas de los machos y de las hembras.....	179
Influencia de la distribución del alimento en las conductas agonísticas de los machos.....	186
Influencia de la distribución del alimento en los patrones de actividad.....	192
Componente temporal de los comportamientos de los machos.....	194
Hibridación.....	196

CONCLUSIONES

Conclusiones.....	199
-------------------	-----

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

Referencias bibliográficas.....	202
---------------------------------	-----

PRESENTACION

Este estudio se enmarca dentro de un amplio programa de investigación etológica sobre Estructura social y recursos alimenticios que se lleva a cabo en el Area de Psicobiología del Departamento de Psicología Biológica y de la Salud de la Facultad de Psicología de Universidad Autónoma de Madrid (UAM) en colaboración con el Deutsches Primatenzentrum de Göttingen (R. F. de Alemania). Dicho programa de investigación, iniciado en 1988, investiga el comportamiento social y los sistemas sociales de distintas especies de primates a través del comportamiento de alimentación, tanto en especies en cautividad como en su medio natural.

A nivel mundial existe un gran interés en el estudio de los distintos factores que determinan en los individuos la vida en grupo, y dentro de éstos, su composición y asociación espacial y social (estructura y organización social) del que destaca la influencia de los factores ecológicos como son el habitat, la disponibilidad y predecibilidad de los recursos alimenticios, presión depredadora, etc. Este área de conocimiento se le ha denominado Ecología del comportamiento.

En ella han aparecido últimamente distintas teorías y modelos que intentan explicar las causas de la socialidad y

evolución de las distintas formas de vida en grupo referidas a las hembras ya que las condiciones ecológicas influyen más directamente en ellas al ser, por lo menos en primates, las que soportan los mayores costes energéticos derivados de la reproducción. En el modelo de Wrangham (1980), la asociación de los individuos se debería a la competición intergrupala de las hembras por el alimento y la defensa de este recurso básico frente a otros grupos competidores. Por otro lado, el modelo de van Schaik (1989) defiende que la vida en grupo estaría propiciada como medio de defensa ante los predadores y de esa forma maximizar su éxito reproductivo.

Pero independientemente del modelo utilizado, la estructura social de un grupo permite obtener de la mejor forma posible los tres requerimientos básicos de todos los individuos: alimentarse, reproducirse y evitar predadores, aunque el coste de esa socialidad sea la competición por los recursos (van Schaik y van Hoof, 1983). Dichos recursos y por tanto los intereses son distintos para los machos y las hembras. Mientras que el principal recurso para las hembras estaría limitado por la obtención de alimento y de seguridad, el de los machos estaría limitado por la disponibilidad de pareja y esta dependerá de su éxito en la obtención de alimento.

Bajo esta perspectiva, las estrategias (patrones de comportamiento con el fin de incrementar el acceso a un recurso) de los individuos dependerán de innumerables

factores que ecológicos (por ej. distribución y cantidad de alimento) y sociales como el sexo, edad, rango social, etc. Dado que en los grupos de primates con estructura social tipo "único macho" o harén, el macho es el encargado de su dirección y coordinación (Kummer, 1968; Sigg, 1980) pensamos que el estudio de la influencia de la distribución del alimento tendrá en los machos adultos un papel determinante y decisivo en la elaboración de dichas estrategias.

Por tanto, la finalidad de este trabajo sería profundizar en el estudio sobre el papel del macho en las interacciones intra e intergrupales que van Schaik (1989 pág 213) reconoce que "hasta el momento el conocimiento sobre el rol de los machos es anecdótico", así como su contribución a la estructura social. Otro tema que no se ha abordado hasta ahora sería el del factor o factores que determinan en babuinos el acceso a los recursos alimenticios y las estrategias que utilizan los machos para ello en función de la distinta forma de distribución del alimento. De hecho se conoce muy poco de la competición intergrupal en primates (Janson y van Schaik, 1988; van Schaik, 1989) y respecto a los babuinos, "puede ser un área importante para futuras investigaciones para conocer las hipótesis funcionales sobre la organización social" (Barton, 1989 pág 289).

Para ello se consideran dos situaciones de alimentación en las que se varía la distribución del alimento: en unos casos el alimento se concentra en un lugar (situación

concentrada) y en otros se dispersa por el recinto exterior de la colonia (situación dispersa) y se contrasta con una situación con ausencia de alimento (situación control). Además de las distintas situaciones se consideraron distintos períodos de observación con el fin de analizar el componente temporal de los diversos comportamientos de los machos. Estos se agruparon en diversas categorías como fueron las conductas cohesivas, agonísticas, patrones de actividad y de alimentación.

Los datos fueron obtenidos mediante rigurosos registros observacionales que proporcionaron distintas medidas de frecuencias, latencias y duraciones de las conductas, así como de índices de proximidad que nos indicaron la composición y cohesión espacial de los harenes.

Dicho estudio se dividió en distintos apartados como es la norma en los trabajos de investigación. En el primero se hace una introducción y descripción en la que se exponen brevemente diversos temas referentes a las estructuras sociales de primates, así como las causas y consecuencias de la vida en grupo. De ellas se podría destacar los distintos tipos de competición y su repercusión en machos y hembras, la influencia de la distribución de los recursos alimenticios y algunas características de los babuinos, tanto en especies puras como en los grupos híbridos.

En el segundo apartado referente al material y métodos

empleados, se describen las instalaciones del Zoo de la Casa de Campo de Madrid, los individuos de la colonia, los métodos observacionales y estadísticos utilizados, así como una descripción de los comportamientos observados y los objetivos principales del estudio.

En el apartado de los Resultados, con el fin de restar la aspereza tradicional de este apartado, se incluyen las hipótesis que motivaban dichos análisis y una serie de gráficas ilustrativas con el fin de amenizar en lo posible su lectura.

La discusión analiza y comenta los resultados obtenidos y los contrasta con estudios de otros autores, o en su ausencia, se intenta explicar mediante los conocimientos psicobiológicos que uno posee, que en algunos casos son menores de lo deseado.

Tras la exposición de las conclusiones más importantes obtenidas en este estudio, se hace mención a las referencias bibliográficas utilizadas en los distintos apartados.

INTRODUCCION

ESTRUCTURA SOCIAL EN PRIMATES

El objetivo de gran parte de los estudios primatológicos desde un punto de vista etológico, ha sido desentrañar y comprender los factores que a través de la evolución han influido en la estructura y dinámica de los diversos y complejos sistemas sociales de los primates.

Para ello, los investigadores han utilizado distintos métodos: el método sintético o el método analítico. En el método sintético, el investigador parte del análisis de las unidades básicas y naturales del comportamiento (etogramas), y tras su posterior clasificación y cuantificación, intenta comprender los mecanismos y relaciones sociales que operan en la organización social. En sentido contrario, mediante el método analítico, el investigador comienza con una organización social dada e intenta desmenuzar sus componentes en trozos menores hasta llegar a las unidades sociales básicas del comportamiento observado en la actividad de cada individuo (Bernstein y Williams, 1986). Independientemente del método utilizado, es necesario identificar las variables (fuerzas externas y constantes internas) que influyen en la estructura de los sistemas sociales (Crook *et al.*, 1976).

En Primatología, los intentos de interpretación de las estructuras sociales han sido controvertidos y polémicos debido a la disyuntiva de la dimensión causal-funcional. El punto de vista causalista, también llamado internalista o

interaccionista, ha defendido que las características sociales de un grupo comprenden tres niveles: interacciones, relaciones y estructura social (Hinde, 1975; 1976a y b; 1977). Para describir las interacciones, es necesario especificar qué hacen los participantes (su contenido) y como lo hacen (su cualidad). La descripción de la relaciones sociales consistirían en el contenido y cualidad de las interacciones y su configuración a lo largo del tiempo. Según esta perspectiva, la estructura social estaría descrita por el contenido, cualidad y configuración de las relaciones sociales y permanecería estable independientemente de los procesos dinámicos existentes en el seno del grupo (Hinde y Stevenson-Hinde, 1976). A modo de ejemplo, las interacciones sociales entre madre e hijo (espulgamiento, juego, crianza, etc.) determinarían las relaciones materno-filiales. El conjunto de las relaciones sociales entre la madre, el hijo y otros individuos (por ejemplo, machos) determinarían la estructura social básica de esa tropa. Esta estaría influida por variables como son el estatus social, parentesco, clases de sexo y edad, etc. (Hinde, 1976a). Las relaciones sociales que existen entre los individuos que se conocen e interactúan mutuamente a lo largo del tiempo formarán una compleja red de interacciones o "nexo social" (Hanby, 1975).

Por otro lado la perspectiva funcionalista, tal como se entiende en la ecología del comportamiento (véase por ejemplo, Chivers, 1986), sostiene que las características de un grupo son fruto de la selección natural actuando sobre un

conjunto de estratos solapados y está moldeadas (y en continuo reajuste) por los efectos directos del medio ambiente (Crook, 1970a y b, 1976; Crook y Gartlan, 1966; Crook *et al.*, 1976). De esta forma, la estructura social, entendida como la composición edad/sexo y tamaño del grupo, estaría determinada por factores ecológicos como tipo de hábitat, distribución, densidad y predecibilidad de los recursos alimenticios, presión predatora, etc. (Eisenberg *et al.*, 1972; Gartlan, 1973). Todos estos factores determinarán el patrón espacial y temporal (por ej. cohesión) de los individuos, influyendo en las estrategias empleadas para obtener alimento y evitar predadores (Alexander, 1974; Bradbury y Vehrencamp, 1977). Así, la estructura social no debe entenderse como un sistema fijo y único ya que los grupos de primates no sólo son sistemas adaptativos, sino también adaptables a los cambios ambientales (Mason, 1976).

Cabe así considerar que la organización social consiste en los patrones de comportamiento social (Rowell, 1972; véase también van Schaik y van Hoof, 1983) y sus patrones de distribución sobre los miembros del grupo como son las relaciones sociales. La organización social puede considerarse como el instrumento utilizado por los individuos para lograr la estructura social en relación con las presiones ambientales y obtener así, de la mejor forma posible, sus tres requerimientos básicos: alimentarse, evitar predadores y reproducirse (van Schaik y van Hoof, 1983).

Los diversos intentos de clasificación de las estructuras sociales se ha basado en diferentes criterios como composición del grupo, proporción de machos y hembras, competición por los recursos, etc. Tradicionalmente se han distinguido cuatro tipos de estructura social en primates (Eisenberg et al., 1972):

1) Solitarios/poligínicos: los individuos viven solos, excepto cuando tienen pareja sexual. Los territorios de los machos se solapan con aquellos de una o más hembras. Por ejemplo, prosimios nocturnos, la mayoría de los Lemúridos, Galaginos, Lorisidos, Társidos y en ocasiones los orangutanes (*Pongo pygmaeus*).

2) Grupos monógamos: unidades familiares de una pareja permanente con sus crías. Por ejemplo, muchos calitrícidos (*Callithrix* spp), gibones (*Hylobates* spp) y algunos lemúridos (*L. mongoz* y *L. variegatus*).

3) Grupos de un único macho: grupos de hembras con sus crías y un solo macho adulto reproductivo. También llamado unidad de un único macho, one-male-unit (OMU) o harén. Por ejemplo, el babuino sagrado (*Papio hamadryas*), geladas (*Theropithecus gelada*) y monos patas (*Erythrocebus patas*).

4) Grupos multimacho : grupos de hembras y sus crías con algunos machos adultos de los que todos pueden ser reproductivos. Por ejemplo, la mayoría de los macacos (*Macaca*

spp) y todos los babuinos (*Papio cynocephalus*, *Papio anubis*, etc.) con excepción del hamadríade.

Vogel (1975) con primates cercopitecinos amplía ésta clasificación a diez tipos de estructura social contemplando no sólo la proporción de hembras y machos, sino la diferencia en la forma de agruparse y la posición central o periférica de los individuos.

Otro intento de clasificación de los primates desde una perspectiva ecológica es la de Jolly (1972), ya que divide los primates en diferentes "grados ecológicos" en función de los diversos habitats, ausencia o presencia de territorialidad y dietas alimenticias de las distintas especies.

Otra clasificación de los sistemas sociales de los mamíferos, en función de las estrategias de crianza (presencia del macho en el grupo reproductor, duración de las alianzas maternofiliales, etc.), estrategias de apareamiento (por ejemplo, número de hembras por macho) y estrategias de agrupamiento y dispersión (territorialidad, etc.), puede encontrarse en Crook *et al.*, 1976.

VIDA EN SOLITARIO VS EN GRUPO

Tanto la vida en solitario como la vida en grupo son estrategias para enfrentarse a un medio natural complejo. En ambos casos, los objetivos básicos de todos los individuos siguen siendo obtener alimento, evitar predadores y reproducirse (Crook *et al.*, 1976; van Scaik y van Hoof, 1983). Sin embargo, de cara a lograr estos objetivos ambas estrategias tienen sus costes y beneficios (Maynard Smith, 1978).

Desde un punto de vista económico, cuando los beneficios de la socialidad excedan a sus costes, un individuo será esencialmente social; cuando los costes excedan a los beneficios, el animal deberá abandonar el grupo (Bernstein y Williams, 1986). En este último caso la emigración de los individuos no prueba que los costes hayan excedido a los beneficios, ya que la causa próxima de la emigración puede ser compleja y variable dependiendo de los casos (véase por ejemplo Colvin, 1983).

Por una parte, los animales solitarios evitan la predación mediante la ocultación o el camuflaje, minimizando así la probabilidad de que el predador encuentre su presa. No obstante, en caso de ser detectados, la probabilidad de su captura es alta (van Schaik y van Hoof, 1983). Esta estrategia es típica de animales poco activos y de movimientos lentos (Tinbergen *et al.*, 1967) como es el caso

de los prosimios nocturnos (Hladik, 1975), los Lorisinos y Galaginos (Charles-Dominique, 1974). Crook (1965) y Eisenberg (1966) sostienen que si el alimento se encuentra distribuido en parcelas pequeñas y dispersas (por ejemplo insectos), que requieren una habilidad individual para su localización y captura, los individuos optarían por la estrategia de vida en solitario. Por ello, todos los primates solitarios son preponderantemente insectívoros con la excepción de los *Lepilemures*, que son folívoros y los orangutanes que son frugívoros (Jolly, 1972).

La vida en grupo, en sus diversos grados de complejidad, proporcionaría a los individuos las ventajas de una pronta detección (y así la posibilidad de escape) y defensa ante los predadores. Al mismo tiempo facilitaría el encuentro entre machos y hembras para la reproducción, así como el cuidado de las crías. Además permitiría la cooperación en la localización de fuentes alimenticias (Crook, 1966), una mejor protección ante las condiciones meteorológicas adversas, posibilidad de aprender y transmitir informaciones útiles a través de la sociedad, etc. (Bernstein y Williams, 1986; Hickman *et al.*, 1986). Estas ventajas habrían impulsado la agregación de individuos y por tanto la formación de los grupos, especialmente en los animales activos y móviles como la gran mayoría de los primates diurnos (Alexander, 1974).

Desde la Ecología del Comportamiento de primates se han propuesto dos modelos que pretenden predecir las causas de la

socialidad y la evolución de las distintas formas de vida en grupo. Por una parte, la vida en grupo surgiría principalmente como consecuencia de la competición intergrupala de las hembras por el alimento (Wrangham, 1980). Según este modelo la vida en grupo estaría propiciada por la agregación espacial de individuos con intereses comunes para la defensa del alimento frente a otros grupos competidores. El segundo modelo (van Schaik, 1989) propone que la vida en grupo surge principalmente como un medio de defensa ante los predadores, lo que permitiría maximizar el éxito reproductivo de las hembras (ver también Giraldeau, 1988; Goss-Custard *et al.*, 1972; van Schaik, 1983).

Independientemente del modelo que consideremos, ambos coinciden en que, al menos en los primates diurnos, el coste de esa socialidad es la competición intragrupal por el alimento (van Schaik y van Hoof, 1983; Wrangham, 1980) por lo que las características de las estructuras sociales vendrán esencialmente determinadas por esta competición (van Schaik, 1989): si bien un incremento del tamaño del grupo favorecería la defensa contra los predadores, al mismo tiempo la eficiencia forrajadora de los miembros del mismo se vería claramente disminuida (van Schaik *et al.*, 1983). Por tanto, el balance entre el riesgo de predación y la obtención neta de alimento determinarán el tamaño óptimo del grupo en una situación particular (van Schaik y van Hoof, 1983; van Schaik, 1989) y las distintas estrategias que los individuos utilizarán para obtener los tres requisitos básicos.

Una estrategia es considerada como el resultado de innumerables decisiones que producen unos patrones de comportamiento con el fin de incrementar el acceso a determinado recurso. Por tanto, el acceso a un recurso específico estará regulado por una estrategia específica para ese recurso y, a nivel individual, los componentes del grupo desarrollarán distintas estrategias dependiendo de los recursos disponibles (Grafen, 1986; Hamilton, 1964).

En este contexto, dado que las estrategias para maximizar su éxito reproductivo difieren entre los machos y las hembras (Trivers, 1972; Wrangham, 1980) el papel que jugarán ambos sexos en su contribución a la estructura social característica del grupo también diferirá.

Para los machos los principales objetivos son alimento y reproducción, teniendo que equilibrar su esfuerzo entre la adquisición de la comida y la adquisición y control de la pareja (Wrangham, 1980). En el plano reproductivo, el principal recurso para los machos son las hembras fértiles (Iwamoto, 1987), por lo que las estrategias que utilicen para la formación de vínculos y su control posterior determinarán las relaciones sociales de los machos (Noë y Sluijter, 1990; Saayman, 1971; Trivers, 1972; Williams, 1966). Dicho de otro modo, el papel de los machos sería asegurar su propia descendencia y la seguridad del grupo, estando ambos objetivos influidos por el éxito en la competición por el alimento (Wrangham, 1980).

A diferencia del macho, el éxito reproductivo de las hembras no está normalmente limitado por la disponibilidad de pareja, sino por otros dos factores:

1) la cantidad y calidad de la comida que pueden adquirir afectará su tasa de nacimientos y la supervivencia de las crías (Mori, 1979; Wrangham, 1979).

2) el nivel de seguridad que ellas puedan mantener redundará en su propia supervivencia (y su "carrera reproductiva") y la de sus crías (van Schaik, 1983; Dunbar, 1988).

Por tanto, para los machos y para las hembras, la obtención de alimento tiene un valor relativo distinto respecto a otros recursos. Si este se encuentra limitado (por factores que analizaremos posteriormente) surgirá una competición entre los individuos por el acceso a la comida con distintas consecuencias en los machos y en las hembras.

Las definiciones dadas a la competición han sido múltiples a lo largo de la literatura. Elton y Miller (1954) y Park (1954) ya distinguen entre "interferencias" y "explotación" como los elementos de los procesos de la competición. Miller (1967 pág. 6) define la competición biológica como "la demanda activa de dos o más individuos de la misma especie (competición intraespecífica) o miembros de dos o más especies del mismo nicho trófico (competición interespecífica) por un recurso común o requerimiento que

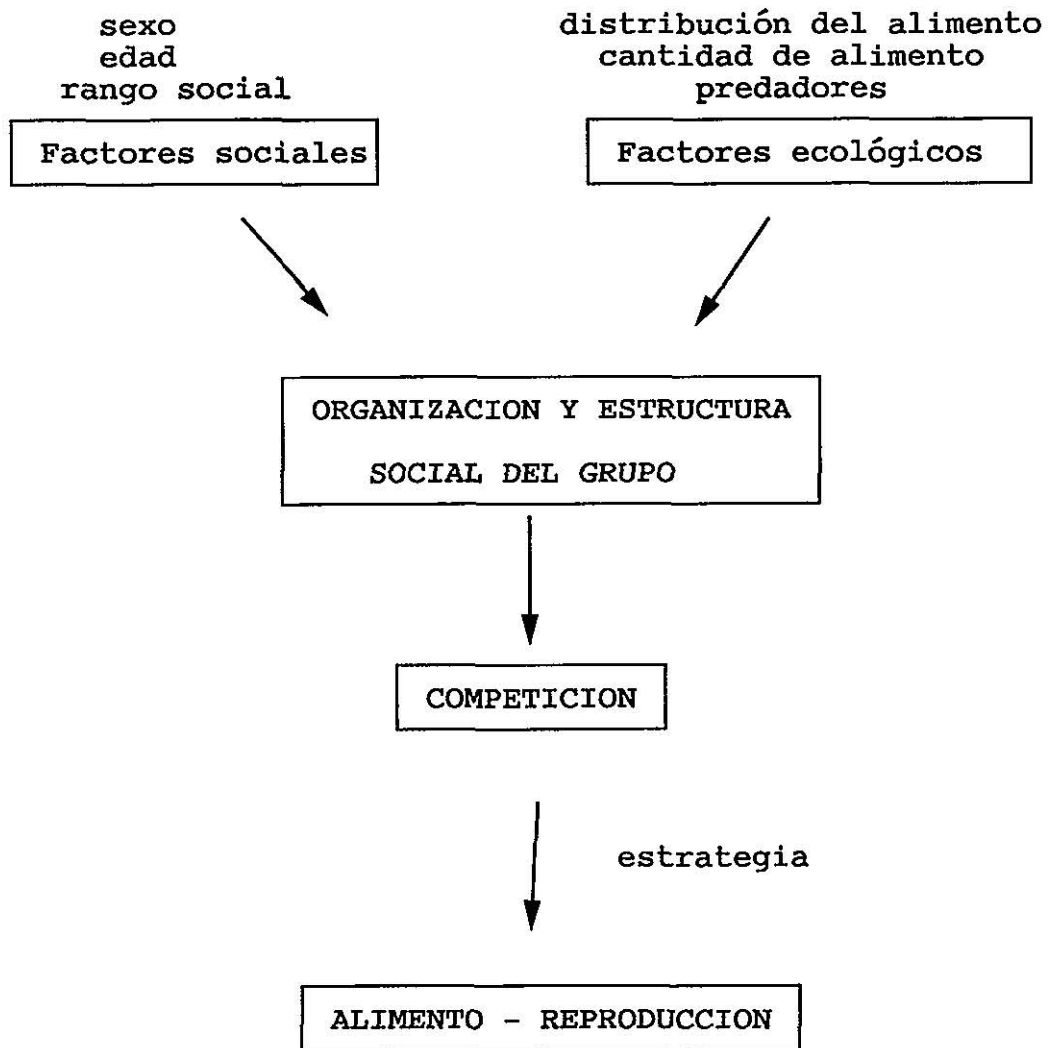
está actual o potencialmente limitado".

La competición por el alimento puede ser directa o indirecta (Gilleau y Pallaud, 1988; Post *et al.*, 1980; van Schaik, 1988). En la competición directa, el animal obtiene la comida por agresiones, amenazas, interferencias o desplazamientos y conduce a la reducción de comida para otros individuos. En la competición indirecta o "pasiva" algunos individuos aprovechan los recursos alimenticios de un área antes de que otros tengan oportunidad de comer. Si añadimos que la competición puede ser intra o intergrupar, obtenemos cuatro tipos de competición por el alimento (Janson y van Schaik, 1988; Post *et al.*, 1980):

- intragrupal directa
- " indirecta
- intergrupar directa
- " indirecta

A continuación se presenta esquemáticamente, a modo de resúmen, como influyen los factores sociales y ecológicos en la estructura/organización social de los grupos con el fin de acceder a dos recursos básicos de todos los individuos como son la obtención de alimento y la reproducción.

Esquema I. Influencia de los factores sociales y ecológicos en la estructura y organización social de los grupos y la obtención de alimento y pareja a través de la competición.



ESTRUCTURA SOCIAL Y RELACIONES COMPETITIVAS ENTRE HEMBRAS

Siguiendo los modelos de la competición por seguridad y alimento, Wrangham (1980) ha clasificado la estructura social de primates de grupos multihembras según el tipo de relación social que las hembras establecen entre sí, considerando que las formas de estructura social estarían basadas en la competición intergrupala de las hembras por el alimento. Por una parte, ha considerado grupos de Hembras Asociadas (HA) a aquellos en los que las relaciones entre las hembras se basan en lazos afiliativos debidos al parentesco existente entre ellas, al ser todas residentes en el grupo natal. Ejemplos de esta estructura social serían todos los macacos (*Macaca spp*, véase por ejemplo Chance *et al.*, 1977; Itani, 1975; Mori, 1975; Sade, 1967), *Papio cynocephalus* (Hausfater, 1975), *Papio anubis* (Smuts, 1985; Smuts y Nicolson, 1989). Por otra parte, los grupos de Hembras No Asociadas (H-NA), serían aquellos en los que no existen lazos afiliativos entre las hembras debido a que éstas proceden de transferencias entre grupos y no tienen relaciones de parentesco. Por ejemplo, los babuinos sagrados (*Papio hamadryas*, Kummer, 1968), los chimpancés (*Pan troglodytes*, Goodall, 1968; Nishida, 1979) y los gorilas de montaña (*Gorilla gorilla berengei*, Harcourt, 1979).

Aunque los babuinos de sabana mantienen estrechas relaciones afiliativas y por tanto se les consideraría según

este modelo como grupos HA, recientemente se ha visto que en algunas pequeñas poblaciones de babuinos de montaña (*Papio ursinus*) estas no existen entre las hembras, por lo que corresponderían a grupos de hembras no asociadas. Las causas parecen ser debidas a factores ambientales concretos (baja densidad de la población, ausencia de predadores y alimento disperso), produciéndose una convergencia con la organización y estructura social de los hamadriades (Byrne et al., 1990).

En función de estos datos, van Schaik (1989) ha propuesto un modelo alternativo al de Wrangham (1980), en el que a partir de unos regímenes de competición, predice la distribución del alimento, cohesión de los grupos, vulnerabilidad a los predadores, tipo de jerarquía entre las hembras, tipo de relaciones entre las hembras, etc. (ver también van Noordwijk y van Scaik, 1987; van Schaik y van Noordwijk, 1988).

Primeramente define los cuatro tipos de competición en función de ser intra o intergrupar y de ser tipo scramble o tipo contest (utilizando los términos introducidos por Nicholson, 1967). Una competición será tipo scramble cuando la obtención de alimento de una población está igualmente afectada por un incremento en la densidad del grupo. Todos los individuos obtienen la misma cantidad de comida y ninguno obtiene más que otros a través de comportamientos abiertos para desalojar a otros individuos de los recursos o defendiendo un territorio exclusivo. La competición será tipo

forrajeo de tamaño variable (Dittus, 1987 en macacos toque (*Macaca sinica*); van Noordwijk y van Schaik, 1987 en macacos de cola larga (*Macaca fascicularis*); Harcourt y Stewart, 1984; Sabater Pi, 1977 en gorilas de llanura (*Gorilla gorilla gorilla*); Byrne *et al.*, 1990 en babuinos de montaña (*Papio ursinus*)).

Cuando la competición es directa, el rango de dominancia (capacidad de suplantarse a otro miembro del grupo ante los recursos) afectará la ingesta de comida y la tasa de natalidad (van Schaik, 1989). En estos casos se espera un rango de dominancia estable, lineal o escalonado (despótico) y nepotístico (con apoyo agonístico a hembras emparentadas). Si la competición es de tipo indirecto, el éxito reproductivo de las hembras depende primariamente del tamaño del grupo y la agresión por la comida no es efectiva para aumentar su ingesta. En este caso, no es apenas ventajoso la coalición con otros individuos por lo que las relaciones de dominancia son inestables e inconsistentes, débilmente diferenciables y no lineales (igualitarias). Esta jerarquía será de tipo individualista (van Schaik, 1989).

El modelo propuesto por van Schaik se podría resumir así:

1) Competición intragrupal indirecta (Within-Group Scramble): se prevé cuando el alimento está disperso en parcelas de

comida muy pequeñas y no monopolizables (por ej. insectos) o parcelas muy grandes en relación al tamaño del grupo (por ej. hojas, brotes vegetales). Este tipo de competición refleja el tamaño del grupo: si existe un decrecimiento de los recursos alimenticios se producirá una reducción por igual para todos los individuos de su eficiencia forrajeadora. Las hembras tendrán una jerarquía igualitaria e individualista y si éstas son el sexo dispersante (las hembras no permanecen en el grupo natal), tendrán una organización de hembras no asociadas (N-HA). Ejemplos tentativos de especies serían algunas especies de *Saimiri*, *Colobus*, *Presbytis*, etc.

En especies territoriales, la competición puede ser además de tipo intergrupar directa (ver 3) debido a la defensa del territorio o de recursos alimenticios. En estos casos se espera que las hembras jueguen un papel importante en los conflictos intergrupales. La organización social entre las hembras se espera intermedia entre asociadas (HA) y no asociadas (H-NA) debido a la permanencia de las hembras en el grupo natal con alianzas afiliativas y una jerarquía igualitaria. Un ejemplo de este caso se encontraría en algunas especies de *Presbytis* (van Schaik, 1989).

2) Competición intragrupal directa (Within-Group Contest): algunos individuos del grupo monopolizan el alimento que se encuentra en parcelas bien definidas y menores que el tamaño del grupo como por ejemplo los frutos. Esta competición refleja el efecto de la dominancia, por lo que se espera una

jerarquía de dominancia despótica y nepotística. Correspondería a un claro ejemplo de hembras asociadas (HA) de los babuinos de sabana (*Papio anubis*, Smuts, 1985 y *Papio cynocephalus*, Hausfater, 1975; con la excepción de *Papio ursinus*, véase Byrne *et al.*, 1990) y los macacos (*Macaca* spp; véase por ej. Bernstein y Gordon, 1980; Bernstein y Ehardt, 1985a y b; Chapais, 1983 y 1988; Datta, 1988).

3) Competición intergrupala directa (Between-Group Contest): los miembros de grupos dominantes obtienen más comida que los grupos subordinados porque los grupos dominantes desplazan agresivamente a los subordinados o éstos evitan el acceso a la fuente alimenticia (en parcelas de comida concentrada) o bien unos defienden un mejor y mayor territorio. Debido a la baja presión predatora se esperan grupos poco cohesivos con un patrón de fusión-fisión en partidas forrajeadoras de tamaño variable. Las hembras se espera que formen alianzas afiliativas (HA) con una jerarquía igualitaria y nepotística. Ejemplos tentativos, según van Schaik (1989), podrían ser *Macaca nigra* y el chimpancé pigmeo o bonobo (*Pan paniscus*).

4) Competición intergrupala indirecta (Between-Group Scramble): cuando se producen grandes solapamientos de los territorios de los grupos, algunos grupos sufren la reducción de la eficiencia forrajeadora debido a la remoción del alimento por otros grupos, o por la evitación mutua entre ellos. Tanto Janson y van Schaik (1988) como van Schaik (1989) desechan este tipo de competición ya que no ven en qué

forma puede influir en las relaciones sociales de la hembras.

Hasta ahora nos referíamos a la competición por la obtención de comida, pero también se había considerado previamente que la seguridad era otro recurso importante para las hembras (van Schaik, 1983; Dunbar, 1988). Las hembras pueden incrementar su seguridad rodeándose por el mayor número posible de individuos o permaneciendo próximas a ciertos individuos capaces de disuadir a los predadores. La predación marginal es la causa más probable de la vida en grandes grupos en planicies abiertas (por ej. *P. cynocephalus*), por lo que las hembras de alto rango tienden a estar en el centro (Altmann, 1979; Rhine *et al.*, 1979; de Vore, 1965). Al mismo tiempo las consecuencias de ocupar una posición central como lugar más seguro contra la predación son también la mayor facilidad para monopolizar la fuente de alimentación (también el alimento de mejor calidad) y la de disminuir el tiempo necesario para la vigilancia (Barton, 1989). Por el contrario las hembras subordinadas tendrán que ocupar puestos periféricos que, al ser menos seguros, necesitarán una inversión mayor en la vigilancia que redundará en menores tasas de ingesta de comida y posiblemente de menor calidad (Barton, 1989). Así, mientras que la competición por el alimento fuerza a los individuos subordinados a comer en la periferia, el riesgo de predación tiene el efecto contrario; el balance entre estas dos fuerzas determinará la cohesión del grupo (Barton, 1989).

Las hembras que viven en grupos pequeños (por ejemplo harenes), pueden competir de forma directa por la proximidad al mayor macho líder mediante comportamientos agonísticos que desplacen a hembras competidoras (Sigg, 1980 con *P. hamadryas*). Este autor ha observado que en harenes de dos hembras, cada una de ellas tiene un rol distinto: la hembra más joven tiene un rol de tipo social y permanece más próxima al macho, mientras que la otra hembra, normalmente de mayor edad, tiene una función "localizadora de recursos", permaneciendo a una mayor distancia espacial del macho.

Otro mecanismo que tienen las hembras para estar en proximidad al macho es mediante comportamientos afiliativos, especialmente mediante el espulgamiento. Parece ser que la tendencia de las hembras a espulgar a su líder está influida por un mejor acceso al alimento (Kaumanns *et al.*, 1987; Oliver, 1978), cultivar las relaciones sociales (Stammbach y Kummer, 1982), mejorar o mantener la posición social (Seyfarth, 1980), reducir las tendencias agresivas del macho (Mc Kenna, 1978; Terry, 1970) además de la función de limpieza y remoción de ectoparásitos. Por lo tanto la cohesión de un harén viene propiciada por las hembras en busca de seguridad y por el macho para controlar y defender sus hembras y crías.

Estos modelos teóricos de competición por los recursos alimenticios y seguridad en relación a diversos factores ecológicos se refieren sólo a las relaciones entre las

hembras. Sin embargo, como señalábamos anteriormente, dado que los intereses de las hembras y los machos difieren, cabe preguntarse cuál sería la contribución de los machos a la estructura social en relación con esas mismas variables ecológicas.

CONTRIBUCION DEL MACHO A LA ESTRUCTURA SOCIAL

Van Schaik (1989) reconoce que su modelo y el de Wrangham (1980) simplifican excesivamente la influencia de las condiciones ecológicas sobre la estructura social ya que sólo han considerado las relaciones sociales de las hembras. Sin embargo el papel de los machos en la estructura social es también importante y no debe ignorarse. La forma más patente sería en aquellas especies en las que su contribución a la crianza de la prole, como en el caso extremo de los calitricidos (por ejemplo Ferrari y Lopes-Ferrari, 1989; Goldizen, 1987) resulta determinante. Así, cuando las hembras forman grupos cohesivos, la estrategia de los machos será la defensa de la poliginia (Emlen y Oring, 1977). Sin embargo, cuando las hembras están dispersas, la estrategia óptima de los machos es más probable que se dirija a la defensa de los recursos. Para ello los machos, solos o en alianza con otros machos, establecen territorios defendibles (van Schaik, 1989). En cualquier caso, como resultado de las preferencias de las hembras por machos que defienden recursos alimenticios (Smuts, 1987), los machos de especies con gran dimorfismo

sexual en tamaño corporal y longitud de los caninos, pueden jugar un rol decisivo en las interacciones intergrupales (van Schaik, 1989).

Para Smuts (1987), la función de la competición entre machos no es solamente para incrementar el acceso a las hembras, sino para aumentar los recursos para las hembras (por ejemplo, agresiones territoriales de los machos) o incrementar la supervivencia de su descendencia (por ejemplo, defendiendo a las crías de las agresiones de otros machos). Parece ser que el rango de dominancia influencia la actividad reproductiva de los machos debido, por una parte, a que los machos de alto rango pueden "apropiarse" de hembras en estro con poca o ninguna resistencia de los machos subordinados y, por otra parte, cuando los subordinados intentan aparearse, los machos dominantes lo evitan mediante comportamientos agresivos (por ejemplo, Lindburg, 1973 en macacos rhesus; Hanby *et al.*, 1971 y Takahata, 1982 en macacos japoneses; Mitani, 1985 en orangutanes; Boggess, 1980 en langures grises). No obstante, la correlación encontrada entre el rango social y la actividad reproductora del macho es controvertida y objeto de resultados contradictorios, pero otros factores adicionales que pueden influir en el acceso de los machos a las hembras son a) coaliciones entre los machos, b) estrategias alternativas de los machos en función de la edad, tamaño y edad de la estructura del grupo, número de machos extragrupales, etc. y c) elección de las hembras por determinados machos (véase Smuts, 1987).

Concretamente en los grupos con estructura multimacho y organización de hembras asociadas (HA), para adquirir o mantener las hembras, el macho adulto utilizará diversas estrategias en función de la habilidad individual en la lucha (Noë y Sluijter, 1990), habilidad para formar coaliciones con otros machos (Smuts, 1985; Noë, 1986), tiempo de pertenencia en el grupo o período de residencia (Strum, 1982), afinidad con las hembras (Smuts, 1985; Sugawara, 1982), edad (experiencia), estatus natal/inmigrante en el grupo y rango de dominancia (Noë y Sluijter, 1990 con *P. cynocephalus* y Strum, 1983 con *P. anubis*).

En el caso de los machos adultos con estructura social de un único macho, éstos "adoptan" hembras juveniles y las custodia hasta su madurez u obtiene hembras desafiando machos de otros harenes (proceso de "take over", Kummer, 1968; Sigg *et al.*, 1982). Para mantener la integridad de su harén, el macho líder realiza comportamientos "controladores" de sus hembras consistentes en un pastoreo agresivo (herding behaviours; Kummer, 1968, Abegglen, 1984; Nagel, 1971), seguimiento persistente de las hembras y espulgamiento activo de éstas (Sugawara, 1982). Un macho líder de harén tiene que mantener sus intereses en dos direcciones: una dirigida a las hembras que posee y otra hacia los machos que son simultáneamente "rivales" y vecinos. (Kummer *et al.*, 1978). Ambos tipos de intereses motivan por un lado comportamientos de apaciguamiento entre machos (Peláez, 1982a) y displays de posesión de hembras por otro.

Si el papel del macho es controlar y defender su grupo, teóricamente debe resolver el conflicto entre comer o controlar (Gil Burmann y Peláez, 1990). En los grupos multimacho, las estrategias del macho consistirían en distribuir su tiempo minimizando el dedicado a su propia alimentación para asegurar más tiempo en comportamientos controladores y consumidores de energía, como por ejemplo, locomoción (Iwamoto, 1987 en macacos japoneses). Estos datos también coinciden con los obtenidos por Packer (1979) con babuinos *anubis*, mientras que con los mismos primates, Bercovitch (1983) no encuentra diferencias significativas cuando compara machos adultos emparejados con los no emparejados. En babuinos *cynocephalos*, los tiempos dedicados a la alimentación y la cantidad de alimento ingerido parece no depender del tamaño del grupo (Stacey, 1986) ni del rango social (Post *et al.*, 1980) ya que los individuos de la misma clase de edad y sexo no presentan diferencias significativas. Esto se debe a la utilización de estrategias compensatorias de los individuos que tengan peor acceso a los recursos alimenticios, como por ejemplo, comiendo en lugares determinados, comiendo en lugares distintos, etc. (Post *et al.*, 1980).

Respecto al papel del macho ante los recursos alimenticios en estructuras sociales de un único macho, el líder del harén debe minimizar la competición mediante la separación espacial respecto a otros individuos. Así evitaría la competición intergrupal directa de sus propias hembras con

las de otros grupos vecinos y la competición intergrupala indirecta al mantener a otros animales fuera del área (Goss-Custard *et al.*, 1972). Esto ha sido observado en machos hamadriades en cautividad, que mantenían entre ellos la máxima distancia que les permitía el recinto (Zinner, *com. pers.*). Algo semejante ocurre con los babuinos de montaña, ya que cuando van en busca del alimento se produce una dispersión de los miembros del grupo, que varía principalmente con la estacionalidad. Estas variaciones en las distancias sugieren que la causa más probable es la competición por el alimento ya que en un habitat abierto, sin predadores y sin parcelas de alimento diferenciabales, forrajear alejado de otros individuos parece ser una buena estrategia para los adultos, especialmente en la estación seca y fría que es cuando el alimento más escasea (Byrne *et al.*, 1990).

En la literatura no se han descrito otros mecanismos (estrategias) utilizados por los distintos machos para acceder a las fuentes alimenticias. De hecho, se conoce muy poco de la competición intergrupala en primates (Janson y van Schaik, 1988; van Schaik, 1989) y respecto a los babuinos, "puede ser un área importante para futuras investigaciones para conocer las hipótesis funcionales sobre la organización social" (Barton, 1989 pág. 289).

DISTRIBUCION DE LOS RECURSOS ALIMENTICIOS

La forma de distribución de la comida ha sido un sistema utilizado en cautividad para crear artificialmente situaciones de competición análogas a las derivadas de la distinta disponibilidad del alimento que los animales encuentran en la Naturaleza (por ej. Belzung y Anderson, 1986 con macacos rhesus).

Las conclusiones que se obtienen a partir de los modelos teóricos mencionados anteriormente nos sirven para predecir qué tipo de competición originará una distinta distribución de la comida. Cuando la comida está dispersa y no es defendible (monopolizable), la competición será de tipo indirecto, mientras que cuando la comida está concentrada y es monopolizable, la competición será de tipo directo (van Schaik, 1989). Algunos autores coinciden en que el alimento concentrado aumenta la competición directa a través de comportamientos agonísticos como agresiones o interferencias (Belzung y Anderson, 1986; Bernstein y Mason, 1963; Loy, 1970 y Southwick *et al.*, 1976 con macacos rhesus; Boccia *et al.*, 1988 con macacos bonnet; Chalmers, 1968 con monos mangabeys; Gil-Burmann y Peláez, 1990 con babuinos híbridos; Wrangham, 1974 con chimpancés y babuinos). En otros casos, sin embargo, las conductas agonísticas están ausentes como consecuencia de la monopolización basada en la dominancia (Bernstein y Sharpe, 1966; cit. en Peláez, 1983).

Puede ser por tanto que los comportamientos agonísticos debidos a la concentración del alimento estén enmascarados por causas meramente sociales y no alimentarias. En este sentido, Kummer (1968) describe una situación de alimentación en la que llenaba una pila de comida. Esto obligaba a los harenes a juntarse y entremezclarse, situación que creaba a los machos inseguridad sobre la posesión de sus hembras, produciendo peleas entre ellos que aparentemente eran más por la integridad de los harenes que por el acceso a la comida. Esta observación está apoyada por Wrangham (1980) e Iwamoto (1987) al afirmar que no se dan interacciones intergrupales por acceso a la comida, sino más bien competiciones entre machos por hembras.

Los factores que determinan el acceso a una fuente alimenticia restringida son, por tanto, muy variables dependiendo de la situación concreta, la especie, dominancia, edad, etc.: el mejor acceso a los recursos alimenticios concentrados lo tienen los individuos con alto rango de dominancia (Belzung y Anderson, 1986; Boccia *et al.*, 1988; Dittus, 1977; Whitten, 1983), los babuinos no adultos (Gilleau y Pallaud, 1988), o los monos patas adultos (Zucker, 1989). Desgraciadamente no se ha descrito en la literatura qué factor o factores determinan el acceso al alimento concentrado en babuinos con estructura social de harén.

BABUINOS: ESTRUCTURAS SOCIALES Y COMPETICION

POR EL ALIMENTO

Los babuinos (Papio) se distribuyen ampliamente por todo el continente africano (ver por ejemplo Altmann y Altmann, 1970; Napier y Napier, 1970; Wolfheim, 1983) y en la península arábiga (Kummer et al., 1985) encontrándose, por tanto, en hábitats con características muy diferentes. Los llamados babuinos de sabana ocupan extensas praderas, sabanas, estepas semiáridas, bosques, zonas montañosas y se encuentran representados por los babuinos amarillos (*Papio cynocephalus*), los babuinos oliva (*Papio anubis*), los chacma (*Papio ursinus*) y los babuinos de Guinea (*Papio papio*). En estos casos el alimento se encuentra en grandes parcelas alimenticias, variando su cantidad, distribución y calidad de forma estacional (Barton, 1989).

Los primeros estudios sobre *Papio anubis* y *Papio cynocephalus* en Kenya de Washburn y DeVore (1967), *P. cynocephalus* en Kenya de Altmann y Altmann (1970) y *Papio ursinus* en Sudáfrica de Hall (1962) indican que estos babuinos forman grandes grupos (hasta 100 individuos) con estructura social multimacho. Posteriores estudios de *anubis* (Rowell, 1966; Crook y Aldrich-Blacke, 1968) y *chacma* (Saaymann, 1971a y b) observaron que aunque la unidad social básica son los grupos multimacho, existían variaciones intraespecíficas en la organización social en función de las condiciones ecológicas. El ejemplo más claro de como los

factores ecológicos influyen en la estructura social se encuentra en un reducido grupo de babuinos de montaña (*Papio ursinus*), que tradicionalmente han sido clasificados como grupos multimacho, pero en condiciones ecológicas especiales (ausencia de predación, habitat montañoso, altitud, etc.) convergen con la estructura social de OMU de los babuinos hamadriades (Byrne *et al.*, 1987 y 1990).

En los grupos multimacho, las hembras mantienen lazos afiliativos entre si (grupos HA, Wrangham, 1980)) y tienen una jerarquía de dominancia de tipo despótico y nepotístico. La competición intra e intergrupala por el alimento sería del tipo directo (Van Schaik, 1989).

Dentro de estos grupos, pueden formarse varios subgrupos que en general no son estables (con la excepción de *P. papio* ; Dunbar, 1988), en todo caso parejas temporales en los días en que la hembra está en estro (DeVore y Hall, 1965; Hausfater, 1975; Smuts, 1985 y 1987).

En cambio, en las zonas áridas y semidesérticas del NE africano y Arabia donde el alimento se encuentra disperso y escaso viven los babuinos sagrados (*Papio hamadryas*). La unidad social básica es el harén (Kummer, 1968) que está formado por un macho adulto y hasta nueve hembras con sus crías. Estos harenes pueden agruparse en clanes (Abegglen, 1984), varios clanes formar una banda y varias bandas pueden reunirse a dormir en un roquedo y formar una tropa de hasta

300 individuos, constituyendo así una sociedad de tipo multinivel (Kummer, 1968). Para Dunbar (1988) la banda sería homóloga al grupo multimacho y la subdivisión en harenes es consecuencia de la escasez y dispersión de la comida combinado con una moderada o baja presión depredadora.

El macho líder del harén es el centro social del grupo y es el encargado de dirigir y coordinar el harén (Kaumanns, 1983; Sigg, 1980). Una característica de los machos hamadriades es la tendencia a la posesión de hembras que se pone de manifiesto con la existencia de vínculos macho-hembra persistentes y duraderos (independientemente del estado sexual de la hembra) que no se alteran si no es con una derrota. Aunque existe un "respeto a la posesión de hembras" por otros machos (Sigg y Falett, 1985), los machos líderes deben mantener la cohesión espacial de su harén mediante la conducta característica de "pastoreo" agresivo de sus hembras (Kummer, 1968), comportamiento que no existe en los demás babuinos (Kummer *et al.*, 1970). Estudios de hamadriades en cautividad indican que también existe un respeto ante la posesión del alimento al producirse una inhibición de usurpar la comida a otro macho aunque sea de rango inferior (Sigg y Falett, 1985). Esto también se ha podido comprobar en animales en libertad, en los que parece ser que ciertos áreas de comida son respetados por otros individuos (Sigg y Stolba, 1981). Este dato podría ser importante en la elaboración de la estrategia del macho ante una fuente alimenticia concentrada.

La vida de los machos pasa por diferentes etapas o estatus reproductivos que condicionan el rol de estos en función de la edad (Kummer, 1968). Los machos subadultos asociados a un harén reciben el nombre de seguidores (followers). Una vez que han formado su harén (a partir de "unidades inciales", según Kummer, 1968), los nuevos líderes poseen pocas hembras con las que mantienen alianzas débiles. Posteriormente, aumentan el número de hembras manteniendo con ellas fuertes lazos afiliativos, convirtiéndose en líderes principales. La adquisición de hembras se realiza mediante la "toma de posesión" (take over) de hembras de viejos líderes. Por tanto, con la edad, los machos van perdiendo hembras en favor de otros machos más jóvenes, pasando a ser viejos líderes. Estos, aunque poseen pocas hembras, mantienen con ellas fuertes alianzas (Colmenares, 1990, Kummer, 1968).

Las hembras son el sexo dispersante y no tienen lazos afiliativos entre ellas (H-NA, Wrangham, 1980), siendo la jerarquía que establecen de tipo igualitario e individualista. La competición de las hembras será de tipo indirecto para el acceso al alimento y de tipo directo por la proximidad al macho (van Schaik, 1989).

Hibridación en babuinos

Las distintas "especies" de babuinos hibridan en condiciones naturales y en cautividad (véase Peláez, 1982a y b, 1983 para una revisión).

Respecto a las condiciones naturales, numerosos autores han estudiado en el río Awash (Etiopía) grupos de babuinos con hibridación *Papio hamadryas* x *Papio anubis* (Nagel, 1971 y 1973; Müller, 1980; Kummer et al., 1974; Sugawara, 1979, 1982 y 1988).

En función de las características morfológicas (color, longitud del manto, forma del rabo, parches anales, etc.), los machos híbridos se han clasificado como machos "tipo anubis" o machos "tipo hamadriade" (Nagel, 1973). Para la cuantificación del grado de hibridación, Nagel (1973) estableció un índice de hibridación en función de dichas características morfológicas. Los grupos híbridos donde predominan los machos con apariencia anubis se les denomina grupos tipo anubis y lo mismo sucede con los grupos tipo hamadriade. Posteriormente, Shotake et al., 1977, mediante el marcaje de proteínas de la sangre pudieron establecer las distancias genéticas de los híbridos en función a los grupos puros.

Desde el punto de vista social, los machos híbridos tipo hamadriade tienen tendencia al pastoreo de las hembras y por

lo tanto a formar harenes (Kummer *et al.*, 1970). Estos harenes son en general variables: pocos machos forman harenes grandes, mientras que muchos machos forman harenes pequeños o parejas. Para Nagel (1971), estos harenes son pequeños e inestables porque el pastoreo no es completo ni eficaz. Las hembras asociadas a un macho híbrido tipo hamadriade no son tan agresivamente forzadas a seguirle y por otro lado las respuestas "desobedientes" de las hembras son más frecuentes. En estos casos, el macho recurre a mecanismos compensatorios para mantener la cohesión espacial mediante un seguimiento persistente de las hembras y mediante el espulgamiento (Müller, 1980; Sugawara, 1982 y 1988). En cambio, los machos híbridos tipo anubis forman harenes poco cohesivos y grupos multimacho, remanente de la estructura social de la tropa anubis (Müller, 1980; Nagel, 1971). La tendencia de ruptura de los grupos multimacho indica que los lazos consanguíneos de las hembras, principal soporte de las alianzas en las tropas anubis, se ha ido debilitando con la entrada de genes hamadriades (Nagel, 1971).

Otra diferencia entre los anubis y los hamadriades se refiere a la dirección del espulgamiento. Mientras que en los grupos anubis, el foco principal de espulgamiento son las hembras con crías (Seyfarth, 1978a), en los hamadriades el foco es el macho. En los grupos híbridos tipo hamadriade, existen altas frecuencias de espulgamiento que en general llevan la dirección hembra a macho en la proporción 3:1 y nunca se produce entre machos adultos. El espulgamiento de

los machos no parece estar influido por el número de hembras que poseen (Sugawara, 1982). En los grupos híbridos tipo anubis, el espulgamiento se produce en ambas direcciones macho-hembra sin diferencias cuantitativas (proporción 4:5) y tampoco se ha observado entre machos. Parece ser que debido a preferencias individuales, en los tipo anubis el espulgamiento se da entre parejas particulares (Sugawara, 1982).

En los grupos híbridos tipo hamadriade existe una estrecha asociación espacial macho-hembra. En estos grupos, la distancia espacial, aunque flexible, raramente excede de un cierto grado, ya que la proximidad está mantenida tanto por la hembra como por el macho: la cohesión se basa en la tendencia de las hembras a estar próximas al macho debido al comportamiento "controlador" del macho (Sugawara, 1982 y 1988). Al igual que en los grupos puros (Zinner, com. pers.), entre los distintos harenes existe una tendencia a evitarse (Colmenares, 1987; Sugawara, 1982), aunque se acercan también al patrón anubis por la mayor tolerancia espacial entre los machos. Sugawara (1982) ha descrito casos excepcionales de concentración de híbridos tipo hamadriade, con extrema proximidad espacial entre los machos en áreas reducidas cuando descansaban a la sombra de un árbol o comiendo en las acacias. Estas situaciones constituirían un campo social donde las motivaciones de machos individuales a poseer hembras pudieran verse reforzadas.

Entre los grupos multimacho existe una menor proximidad entre machos y hembras, aunque puede haber proximidad entre parejas concretas o entre miembros de un subgrupo multimacho y un harén en concreto. En las parejas, la proximidad es en unos casos muy grande y en otros pequeña. Esta diferencia se debe a que la proximidad es unilateral al seguir el macho a la hembra (Sugawara, 1982).

Por lo tanto, y a modo de resumen, en los grupos híbridos con estructuras sociales mixtas multimacho y de un único macho las principales diferencias en las características sociales respecto a los animales puros están principalmente definidas por la dirección de espulgamiento y la incompleta técnica de pastoreo que redundará en la proximidad espacial entre los individuos del mismo grupo. Por tanto, la cohesión espacial del harén es mantenida por el macho mediante mecanismos "controladores" como son el pastoreo agresivo, el seguimiento persistente y el espulgamiento a las hembras (Sugawara, 1982 y 1988). Por otro lado, el comportamiento social de los machos está influido por el estatus social de cada individuo así como de determinados contextos sociales (Sugawara, 1988).

OBJETIVOS

El principal objetivo de esta tesis es conocer el efecto de la forma de distribución del alimento, como muestra de distintas condiciones ecológicas, sobre la estructura social de babuinos híbridos. Más concretamente y como consecuencia de la competición, esperamos detectar el efecto de esta distribución sobre la cohesión espacial de los grupos así como los mecanismos utilizados por los individuos para mantenerla.

Dado el teórico conflicto del macho entre controlar a sus hembras y alimentarse, esperamos que la forma de distribución del alimento afecte al comportamiento de éstos. La estrategia utilizada por cada macho nos servirá para determinar su papel en el mantenimiento de la integridad del harén, así como en la competición intergrupala por el acceso al alimento. Ambos temas son desconocidos en el caso de los babuinos híbridos, por lo que aportaría nuevos datos en el estudio de las relaciones intergrupales de los babuinos.

Para ello se compararan una situación control (de no alimentación) y dos situaciones de alimentación, concentrada vs dispersa y su influencia en las estrategias de los machos híbridos, discernibles por las interacciones agonísticas, interacciones sociopositivas y el comportamiento de alimentación. Debido a que las estrategias de los distintos

machos, en función de las distintas situaciones de alimentación, pueden tener un componente temporal, se analizarán las estrategias anteriormente mencionadas a lo largo de la sesión de observación.

En la situación concentrada se esperaría un aumento en la competición directa y por tanto las frecuencias de agresiones y las interferencias por la comida. Por el contrario, en la situación dispersa, el alimento no monopolizable permitiría la alimentación de todos los individuos y por tanto se esperaría una disminución de las frecuencias de interacciones agonísticas. Debido a la diferente distribución espacial del alimento en ambas situaciones, se espera que la cohesión espacial y los mecanismos utilizados por los machos para mantenerla también varíen.

MATERIAL Y METODO

COLONIA DE BABUINOS

Instalaciones

La instalación de la colonia de babuinos del Parque Zoológico de Madrid es un recinto de grandes dimensiones que consta de un área interior y otra exterior. El recinto exterior está constituido por un bloque de hormigón de grandes dimensiones que emerge de un foso con forma de herradura de 36 m. de largo, 26 m. de ancho y 7 m. de profundidad. Dicho bloque de hormigón está aterrizado formando amplios escalones planos de tamaño variable que van disminuyendo desde la "pared Norte" hacia el foso que rodea el conjunto (Figuras 1 y 2).

En la superficie del bloque se encuentran diversas estructuras metálicas formando "bolas", "trípodes", "trampolines", una noria, barras de conexión entre las distintas estructuras, barras verticales que permiten el acceso al foso de agua, un abrevadero circular, etc. Todo este bloque está rodeado (excepto en la parte Norte) por un foso con agua del que emergen 21 isletas de tamaño variable a las que los babuinos tienen acceso sin dificultad, aumentándose así la superficie útil (Figura 2).

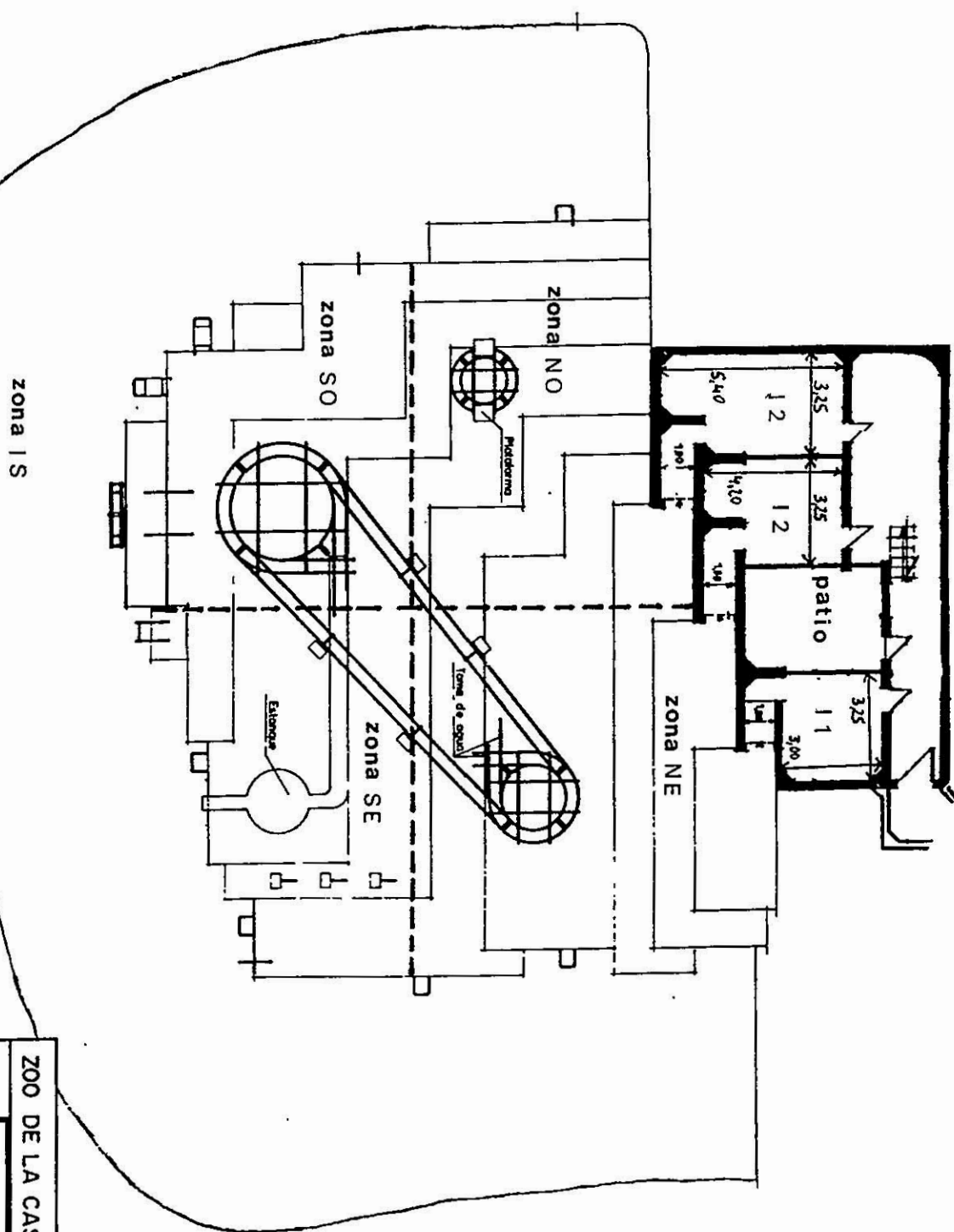
Se distinguió entre distintas zonas de la colonia para poder conocer las áreas utilizadas preferentemente por los distintos machos en las distintas situaciones. Ello servirá

para interpretar el componente espacial de las estrategias utilizadas por los machos para el acceso al alimento, basándonos en que la utilización de determinados áreas puede estar relacionado con un incremento en la obtención de alimento. La zona NE corresponde al cuadrante Noreste, la zona NO al cuadrante Noroeste, la zona SO al cuadrante Suroeste, la zona SE al cuadrante Sureste y la zona IS a las isletas del foso con agua (Figura 1).

El recinto interior consta de 3 habitaciones, de las cuales una (6,7 m²) permanece siempre abierta y las otras dos (11 m² y 15,6 m²) están normalmente cerradas. En la primera y más pequeña (I1) se depositan los alimentos una vez al día, a primera hora de la mañana, en la rutina habitual del zoo, mientras que las otras dos habitaciones (I2) se utilizan para encerrar a los animales durante las tareas de saneamiento o captura de éstos.

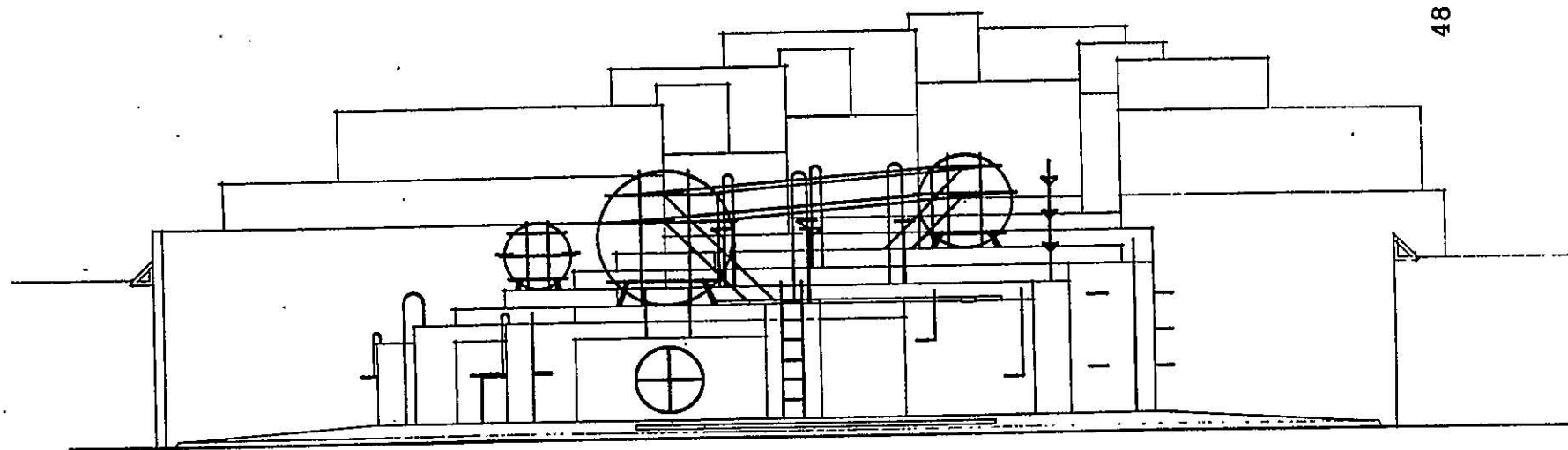
El conjunto de las instalaciones de la colonia, por sus dimensiones y diseño, permite que los animales puedan desarrollar sus actividades con normalidad y estabilidad. En caso de conflictos, permite la posibilidad de huir y escapar del campo visual del agresor debido a su superficie escalonada así como por la existencia del foso con agua. Al mismo tiempo, las instalaciones presentan unas condiciones idóneas para los trabajos observacionales ya que, con excepción del recinto interior, el resto de las áreas son de fácil acceso visual al observador.

Figura 1. Plano del Zoo de la Casa de Campo de Madrid indicando las distintas zonas del recinto exterior y de los cuartos interiores.



ZOO DE LA CASA DE CAMPO			completo
FASE	INSTALACION 79	PAPIONES SAGRADOS	
DIC	1.975		
JUEGOS - PLANTA			
PLANO N.º	4		

Figura 2. Alzado de las instalaciones del zoo de la Casa de Campo de Madrid.



48

ZOO DE LA CASA DE CAMPO		
PFASE	INSTALACION 79	PAPIONES
	FECHA DIC. 1.975 ESCALA 1:100	JUEGOS-ALZADO

Individuos

La colonia de babuinos del Parque Zoológico de la Casa de Campo de Madrid se estableció en 1972 y estaba compuesta por babuinos de ambos sexos de las especies *Papio hamadryas*, *Papio cynocephalus* y sus híbridos. Para una descripción más exhaustiva de los orígenes y desarrollo de esta colonia, pueden consultarse los trabajos de Colmenares (1986), Naranjo (1985 y 1988); Peláez (1982a y b; 1983) y Rivero y Colmenares (1982 y 1984).

Un acontecimiento importante en la historia de la colonia fue la introducción en 1982 de los machos Arón y Moisés. Ambos machos poseían características fenotípicas de hibridación entre *Papio hamadryas* y *Papio anubis* por su pelaje más oscuro, aunque se desconoce con exactitud su origen.

En 1989 se identificaron los individuos de la colonia (véase Gil-Burmann y Peláez, 1990) y se clasificaron en las siguientes clases de edad/sexo: 5 machos adultos, 22 hembras adultas, 5 machos subadultos, 18 machos juveniles y 7 hembras juveniles. Una nueva identificación y clasificación se produjo en Abril de 1990 considerándose las siguientes clases de edad/sexo: 7 machos adultos, 21 hembras adultas, 5 machos subadultos, 14 machos juveniles y 7 hembras juveniles (Tabla I). Se consideraron machos adultos a aquellos que hubieran cumplido 8 años (Kummer, 1968), mientras que las hembras se

consideraron adultas tras la menarquia.

Tabla I. Individuos de la colonia de babuinos (18.04.90). Las letras en mayúscula corresponden al código del individuo. M. machos, H.= hembras, * = individuos juveniles

M.adultos	M.no adultos	H. adultas	H.no adultas
ARon	FOM	GRAcita	* FLor
MoiSes	GAM	CeiLa	* PePa
STRanger	AMoN	ITHaca	* Osaka
CaSTor	CRA	PAI	* CRoQueta
PoTo	FoBoS	VesTa	* COstra
MoMo	* GerBo	FEA	* ADriana
OiCHi	* FaRuc	KeLa	* KOO
	* BLacky	MATutana	
	* IGor	Grey	
	* KiKo	Zoila	
	* GoRRion	ZaRa	
	* GoLan	GEA	
	* NUbI	CHAmaca	
	* GrIN	PAYasa	
	* GaBi	PLO	
	* ZoCo	ChePKa	
	* CHad	GreTeL	
	* RoBiN	NOVata	
	* RA	GiseLLe	
		CriSi	
		NaNa	

Con el fin de comprender la dinámica social de la colonia de primates, se realizó una tabla (Tabla II) que reflejara las variaciones en la composición de los grupos de la colonia en base al número de hembras de cada grupo. Mediante criterios "intuitivos" de proximidad espacial y exclusividad sexual de las hembras respecto a los machos, la composición de la colonia de babuinos híbridos se clasificó en diferentes unidades sociales en función de las asociaciones de un macho con una o varias hembras, formando

así harenes o parejas (Tabla II). Los harenes o parejas se denominaron con el nombre del macho que los lidera.

Tabla II. Número de hembras adultas pertenecientes a cada macho en 1) Junio de 1989, (2) Agosto de 1989 y (3) Abril de 1990, mediante criterios "intuitivos" de proximidad espacial/exclusividad sexual utilizados antes de este estudio.

♂	♀♀ (1)	♀♀ (2)	♀♀ (3)
STR	8	7	7
AR	5	4	2
MS	4	4	2
CT	2	2	2
PT	2	2	2
MM	-	2	3
OCH	-	-	2
FOM	-	-	-
GAM	-	-	-

De ésta tabla convendría resaltar la variación en el número de hembras en algunos harenes a lo largo de los últimos dos años. Los de STR, AR y MS disminuyeron el tamaño, los de CT y PT permanecieron prácticamente igual, mientras que los de MM, OCH, FOM y GAM son harenes de reciente formación, obteniendo las hembras que entraron en la menarquia en éstos dos años o de otros harenes.

Individuos observados

Según los modelos de van Schaik (1989) y Wrangham (1980) las relaciones entre las hembras determinarían la estructura social de los grupos, sin embargo, la influencia que puede tener sobre la conducta de los machos no se ha considerado previamente.

Debido a que los machos adultos son los encargados de dirigir y coordinar el harén (Kummer, 1968; Sigg, 1980) determinando en gran parte las estrategias del grupo que lideran, en este trabajo se observaron las interacciones de los 7 machos adultos con todos los individuos de la colonia, con la excepción de los individuos juveniles (Tabla III).

Con el fin de recabar la mayor información posible sobre los machos adultos que pudiera aportar más a los resultados del presente trabajo se consideraron otros datos sobre el estatus reproductivo (Colmenares, 1990) en función de su edad (Rivero y Colmenares, com. pers.) (Tabla III).

Los distintos estatus reproductivos de los machos se han clasificado en nuevo líder, líder principal y viejo líder (véase pág. 27 de la Introducción), esperando que ayuden a entender las dinámicas de la estructura social de los grupos, en continuo reajuste, que obliga a la descripción de ésta como paso previo a todo trabajo de investigación.

Tabla III. Clasificación de los machos adultos según su estatus reproductivo, incluyendo las edades en años.

machos adultos	edad	estatus reproduct
Aron	> 12	viejo líder
Moises	> 12	viejo líder
Stranger	11	líder principal
Castor	10	líder principal
Poto	9	líder principal
Momo	8	nuevo líder
Oichi	8	nuevo líder

Alimentación de los babuinos

Los babuinos son omnívoros aunque su dieta consiste preferentemente en hojas, brotes, flores y frutos (Clutton-Brock, 1977; Dunbar, 1977; Hamilton et al., 1978; Hladik, 1975; Norton et al., 1987; Post, 1982; Rhine et al., 1989; Strum, 1975, entre otros).

La alimentación en el Parque Zoológico de Madrid consiste básicamente de frutas, vegetales y legumbres (manzanas, naranjas, plátanos, zanahorias, lechuga, tomates y patatas cocidas) además de huevos duros, pan, cacahuets, pipas de girasol, etc. Esta dieta se adecua dependiendo de estación del año con otros suplementos. La dieta está perfectamente equilibrada por el servicio veterinario del

Parque y, a tenor de los resultados reproductivos y aspecto externo de los animales, la cantidad y tipo de alimentación es la adecuada para la nutrición de todos los componentes de la colonia.

Aparatos utilizados

Se utilizó un "beeper" electrónico (ver Martin y Bateson, 1986) modificado en el S.E.G.A.I.N.V.E.X. de la Universidad Autónoma de Madrid, para registrar estados (conductas con duración apreciable) en intervalos de 15 sg. El "beeper" emitía dos señales acústicas de distinta intensidad o "beeps" que indicaban el "punto de muestreo" en el que se registraba el comportamiento (a intervalos de 15 sg.) y la finalización de cada muestreo focal (5 min.) (véase la sección de estrategias de muestreo y recogida de datos).

Para la observación de las conductas en el cuarto interior (véase la sección de Filmación en el cuarto interior) se utilizó una cámara de video TRINICON WEGA (modelo VCC-4290) con un objetivo zoom/gran angular (f:11-70 mm). La cámara de video estaba conectada a un magnetoscopio portátil SONY BETAMAX (modelo SL-3000 E). Un micrófono fue conectado al magnetoscopio mediante un cable de 35 m., de forma que se pudieran grabar los comentarios pertinentes desde el exterior del recinto. Las cintas de video posteriormente se visionaban en un aparato de video SONY

BETAMAX con su correspondiente monitor y un contador de tiempos "FOR-A. VTG 33F".

Para el tratamiento de los datos obtenidos se utilizaron distintos ordenadores personales dependiendo del lugar de trabajo: en el Deutsches Primatenzentrum (Göttingen, R.F. de Alemania) un DAWI CONTROL XT-8086, en la Facultad de Psicología de la U.A.M. un INVES X-30 Plus y un APD Blaster (AT-386). Los paquetes de programas utilizados fueron LOTUS 1-2-3 (Lotus Development Corporation) como hoja de cálculo y base de datos, el programa CSS (Complete Statistical System) para el análisis estadístico de los mismos y realización de las figuras, y el programa WORD PERFECT 5.1 (Word Perfect Corporation) como procesador de textos.

SITUACIONES EXPERIMENTAL Y CONTROL

En la Naturaleza, los babuinos encuentran los recursos alimenticios en parcelas de comida de tamaño variable que determinan, según los modelos de Wrangham (1980) y van Schaik (1989), distintos regímenes competitivos y en suma, variaciones en los comportamientos de alimentación, agonísticos y relaciones sociales (véase la sección Estructura social y relaciones competitivas entre hembras en la Introducción). Los trabajos de campo que estudiaron las conductas alimenticias de los babuinos (por ej. Altmann y Altmann, 1970; Barton, 1989; DeVore y Hall, 1965; Post *et*

al., 1982) tenían el problema del aislamiento de las condiciones ecológicas y por tanto las variaciones de estas sólo se podían establecer mediante modelos teóricos o mediante estudios de larga duración que contemplaran la diferente distribución de los recursos alimenticios en las distintas estaciones del año. En los estudios en cautividad, dichos tamaños de parcelas alimenticias pueden manipularse experimentalmente y para poder conocer así la influencia de la distribución del alimento sobre el comportamiento de forma análoga a las distintas condiciones ecológicas. En este sentido se optó por una situación experimental en la que se variaba aleatoriamente la forma de distribución de la comida: 1) situación concentrada y 2) situación dispersa, para poder conocer la influencia en el comportamiento de los machos adultos.

Esta distribución de la comida concentrada/dispersa, corresponde a la descrita por Shopland (1987 pág. 151): "La comida se considera concentrada si aparece distribuida en una parcela que permite comer a algunos babuinos pero no al grupo entero y donde la densidad de unidades de comida es alta. Una comida se considera uniformemente dispersa si se distribuye en grandes espacios que permiten comer a todo el grupo de babuinos sin concentración, siendo la densidad de unidades de comida altas o bajas" (véase Altmann, 1974 y Whitten, 1983).

1) Situación concentrada

En esta situación se depositaba todo el alimento en el cuarto interior I1 en el que los animales tendrían que entrar para acceder a la comida. Debido a las reducidas dimensiones de dicho cuarto interior (6,7 m²), la situación concentrada se caracterizaba por no permitir el acceso al alimento de todos los miembros de la colonia simultáneamente y por tanto debería establecerse un distinto orden de entrada. Desgraciadamente, no se pudo observar el contenido cualitativo ni cuantitativo de los alimentos ingeridos por los distintos machos.

El modelo de van Schaik (1989) prevee en esta situación (con baja presión depredadora) una fuerte competición intergrupala directa por el acceso a los recursos alimenticios y una monopolización de estos por algunos individuos. Respecto de la estructura social, podría pensarse en el interés de los miembros de cada grupo en estar en proximidad espacial del macho líder ya que éste determina y dirige las estrategias de su harén (Sigg, 1980).

2) Situación dispersa

En esta situación, el alimento se dispersaba de forma que los babuinos pudieran encontrar la comida en todas las zonas del recinto exterior. Para ello se arrojaba toda la

comida desde los alto (15 m.) de la pared Norte, por lo que el alimento quedaba disperso por gran parte del recinto.

La característica de ésta forma de distribución del alimento era que permitía comer simultáneamente a todos los miembros de la colonia, anulándose así, al menos en teoría, la posible monopolización de los recursos alimenticios. De ésta forma, la ausencia de monopolización del alimento debería originar otro tipo de estrategias de los machos adultos influyendo en su comportamiento.

Teóricamente (van Sckaik, 1989) se esperaría una competición inter e intragrupal indirecta por el alimento que no es monopolizable y la reducción del alimento afectaría por igual a todos los individuos de la colonia. Respecto a la cohesión espacial, la dispersión del alimento podría producir la dispersión de los miembros de cada grupo para maximizar así la ingesta del alimento.

3) Situación control

Además se consideró una situación control caracterizada por la ausencia de alimento. Esta situación control viene justificada en primer lugar por el hecho de que las distancias espaciales entre individuos adultos que caracterizan la cohesión de los distintos grupos (y su composición) deben establecerse en ausencia de modificación

experimental. La obtención de las medidas de proximidad espacial se detalla más adelante en la sección de Estrategias de muestreo y recogida de datos.

En segundo lugar la situación control se justificaría por la necesidad de considerar el que las diferencias que se esperaban encontrar entre los comportamientos sociales de los machos se deba a la presencia de alimento o no. Por ejemplo, si los machos presentaran altos niveles de agresiones con contacto en la situación experimental (concentrada y dispersa) y bajos niveles en la situación control, pudiera ser porque la presencia de alimento, independientemente de su forma de distribución, influyera en la agresividad de los machos.

ESTRATEGIAS DE MUESTREO Y RECOGIDA DE DATOS

La recogida de datos se inició en el mes de Mayo de 1990 y finalizó en Septiembre del mismo año. En el estudio se recogieron los datos registrados con la filmación del cuarto interior con el objetivo de determinar la conducta de los machos en un lugar fuera del campo visual del observador (véase la sección Filmación en el cuarto interior).

Sesiones de observación

Una sesión de observación es un período apropiado en el que se registran datos observacionales para obtener una muestra representativa del comportamiento/s que se quiere estudiar (Martin y Bateson, 1986).

Las sesiones de observación se dividieron en dos, de manera que las mañanas se dedicaron a situaciones de alimentación (concentrada o dispersa) y las tardes programadas (a partir de las 16 h.) a la situación control. En todo caso se buscaron los momentos en los que los visitantes el zoo eran menos numerosos o ausentes.

Cada sesión de observación, tanto en la situación de alimento concentrado como en la de disperso, se iniciaban en el momento que los animales recibían el alimento (alrededor de las 9 de la mañana) y fueron divididas en 3 períodos consecutivos (1, 2 y 3) de 35 min. cada uno, totalizando 105 min de observación por sesión. Esta división en períodos se llevo a cabo para poder conocer si los comportamientos de los machos variaban a lo largo de la sesión de observación y, por tanto, la dimensión temporal de las estrategias utilizadas por los machos.

Cada sesión de observación (experimental o control) se iniciaba con el muestreo de un macho distinto que era el siguiente al último con el que terminó la sesión anterior de

la misma situación (dispersa, concentrada o control), seguido de los restantes siempre con el mismo orden (establecido aleatoriamente de forma previa al comienzo de las observaciones), de manera que se observara a todos y cada uno de los machos el mismo número de veces en cada sesión. De esta forma, cada ocho días se volvía a observar al mismo macho en cada focal de cada período.

Filmación en el cuarto interior

Como se ha mencionado anteriormente, en la situación de alimento concentrado el alimento se depositaba dentro del cuarto interior (I1). Dado que la observación se debía realizar desde el exterior, se perdía una información muy valiosa de la actividad de los animales en el interior, ya que los registros en los que el animal no aparecía a la vista del observador debían considerarse como "time-out" (por ejemplo Altmann, 1974; Lehner, 1979; Martin y Bateson, 1986). En nuestro caso, el animal sólo desaparecía de la vista cuando se introducía en el cuarto interior (I1). Aunque la concentración de comida en el estrecho cuarto I1 nos hiciera suponer que todos los animales estuvieran comiendo, se pensó en la filmación en el cuarto interior para poder registrar los comportamientos de los machos y evitar así el "time out" dentro del cuarto interior, sin la presencia de un observador que pudiera alterar el comportamiento de los babuinos. Dada la ventaja que ofrece la observación mediante la filmación de

poder realizar muestreos focales simultáneamente, también se utilizó para el análisis de dos variables en concreto: las latencias de acceso al alimento y los tiempos de alimentación de los machos. Para ello se instaló en una pequeña ventana de la puerta de acceso al cuarto I1 una cámara de video provista de un objetivo gran angular, de forma que abarcara todo el recinto. Para evitar que los animales alteraran su conducta por la presencia de un objeto extraño (la cámara), se tapó la ventana con una cartulina negra con la excepción de un pequeño orificio a través del cual asomaba el objetivo. Además de filmar lo que pudiera suceder en el cuarto interior, por medio de un micrófono se narraba desde el exterior los animales que entraban o salían, así como otros datos de interés que ayudaran a identificar a los individuos y a registrar la información visionada en el monitor.

Estrategias de muestreo y de registro utilizadas

Como se ha indicado con anterioridad, cada sesión de observación se dividió en 3 períodos consecutivos (1, 2, 3), utilizándose un muestreo focal individual de los machos adultos de la colonia (Altmann, 1974; Martin y Bateson, 1986; Gil-Burmann y Peláez, en prensa) de 5 min. de duración para registrar eventos conductuales, mediante un registro continuo. Simultáneamente al registro continuo, en cualquiera de las situaciones, se realizaba un registro instantáneo con intervalos de 15 sg. (en 5 min. se tenían 20 puntos de

muestreo). Al finalizar cada período (cada 35 min.) se realizaba un muestreo "scan" de todos los individuos de la colonia (excepto los juveniles) mediante el que se registraban los individuos situados en un radio de 1,5 m. del sujeto "foco", para obtener así datos sobre proximidad espacial. Por tanto, en cada sesión de observación se registraban las conductas de cada macho 3 veces (15 min. por sesión) y se obtenían 3 scans del conjunto de la colonia (Tablas IV y V).

Para el registro focal instantáneo se utilizó un "beeper" electrónico (véase la sección de Aparatos) que señalaba los "puntos de muestreo" en los que se registraban las conductas, previamente definidas, que se producían en ese instante. Estos registros se utilizaron para obtener la duración de estados y, por tanto, poder establecer los patrones de actividad de cada individuo en cada zona del recinto. El registro consistía en una sigla correspondiente a la conducta (estado) y otra de la zona o cuadrante donde se encontrara el macho focal (ver la sección Descripción de las conductas).

El registro de cada intervalo focal (5 min.) se realizaba en una plantilla de registro o "cheksheet" (Hinde, 1973; Lehner, 1979) en cuya cabecera figuraban datos de la observación (iniciales del individuo focal, día, hora de comienzo y situación). Más abajo la plantilla se dividía en 20 líneas (correspondiendo cada una a 15 sg.) en las que se

anotaban las interacciones realizadas por el individuo focal, su papel como actor o receptor de las mismas y el otro miembro de la diada. Cada una de las líneas finalizaba en un recuadro a la derecha en el que se registraban tanto la conducta como la zona en el punto de muestreo señalado por el beeper cada 15 sg.

En el caso de la filmación en el cuarto interior, las observaciones se registraban inmediatamente después de la filmación en plantillas de registro similares a las utilizadas con el método de observación directa y se mantuvieron los mismos criterios de observación descritos anteriormente con los muestreos focales (muestreos focales de 5 min. e intervalos de 15 sg.).

Para el estudio de la proximidad espacial se utilizaron los registros obtenidos mediante muestreo "scan". Para ello se diseñó otra plantilla con similar cabecera en la que, a la izquierda, aparecía un listado vertical, separado por líneas, de las siglas de todos los individuos adultos y subadultos. A la derecha se registraban los códigos de los individuos que se encontraban en un radio de 1,5 m. del individuo foco.

A continuación se detallan el número de muestreos focales de 5 min. de duración en función de las situaciones, de los períodos (Tabla IV) y de los machos en las distintas situaciones (Tabla V). No se detallan el número de focales de cada macho en cada período de cada situación porque no

resulta relevante en el estudio.

Tabla IV. Número de muestreos focales (de 5 min) en las distintas situaciones y distintos períodos y número de scans.

	Perdo 1	Perdo 2	Perdo 3	tiempos	scans
S. concentr.	300	294	273	72h 15m	92
S. dispersa	168	168	167	41h 55m	66
S. control	---	---	---	48h 25m	77
Total	468	462	440	162h 35m	235

Tabla V. Número de muestreos focales (de 5 min) por macho en las distintas situaciones.

	STR	AR	MS	CT	PT	MM	OCH	Total
S. concentr.	124	125	123	124	124	124	124	867
S. dispersa	72	72	70	72	72	73	72	503
S. control	84	83	83	83	82	82	84	581
Total	280	280	276	277	278	279	280	1951

El número de muestreos en la situación dispersa es inferior al de la situación concentrada debido a la propia aleatoriedad y/o a que se desecharon algunas observaciones de la situación dispersa por no cumplirse alguno de los requisitos de la dispersión de la comida, como por ejemplo, que no hubiera alimento en los cuatro cuadrantes del recinto

exterior. Durante algunas sesiones de observación, por causas externas al diseño, las estrategias de muestreo se vieron alteradas mínimamente (véase Tablas IV y V).

CATEGORIAS DE CONDUCTA OBSERVADAS

Cuando se describe la conducta y se crean los códigos de observación estos deben ser exhaustivos y mutuamente excluyentes. Por exhaustivo se entiende que cada uno de los hechos conductuales relevantes a nuestras hipótesis, cualquiera que sea el nivel de análisis y de descripción elegidos, o el sistema de descripción adoptado, debe tener su propio código. Estos códigos deben ser mutuamente excluyentes, es decir, cada código debe representar a un hecho conductual y solamente a ése. Cumplir ambos requisitos es necesario para obtener una observación bien sistematizada, aunque pueda responder más a una decisión metodológica que a una descripción real de los hechos (Peláez y Gil Burmann, en prensa).

Las distintas conductas o categorías que se describen a continuación (con excepción de la proximidad espacial, para la que se utilizó un muestreo "scan" de todos los individuos, excepto los juveniles), fueron observadas utilizando un muestreo focal individual de los machos adultos. Se utilizó un registro continuo para aquellas conductas en las que la medida de interés era la frecuencia de aparición de los

eventos, mientras que para aquellas categorías en las que la medida de interés eran latencias y duraciones se registraron mediante registro instantáneo. Al final de cada descripción se hace referencia a la estrategia de registro utilizado.

En función de los objetivos de este estudio se realizó una categorización de las conductas en 1) Proximidad espacial, 2) Conductas de cohesión del harén, 3) Conductas agonísticas, 4) Patrones de actividad y 5) Conductas de alimentación.

1. Proximidad espacial

Se consideró la distancia arbitraria de 1,5 m. por ser equivalente a la longitud aproximada de dos cuerpos de un individuo adulto (p.e. Colmenares, 1986). Esta categoría se utilizó para describir la estructura social mediante a) asociación espacial que permitiera conocer la composición de los grupos mediante el análisis de cluster y b) cohesión espacial a partir de los índices de proximidad espacial, obteniendo así una medida de cohesión espacial de los miembros en cada grupo (véase más adelante en Análisis de datos). Los registros de la proximidad espacial se obtuvieron mediante muestreos "scans".

2. Conductas de cohesión del harén

Pastoreo

La conducta de pastoreo o "herding behaviour" es característica de los machos adultos de *Papio hamadryas* y consiste en una persecución agresiva de los líderes de harén hacia sus hembras (Abegglen, 1984; Kaumanns, 1983; Kummer, 1968; Kummer *et al.*, 1970). La secuencia completa de la conducta consiste en un conjunto de miradas de control que van variando en intensidad, persecución y agresión que puede incluir severos mordiscos en el cuello dependiendo de la respuesta de la hembra. Aunque esta es la secuencia completa típica descrita por Kummer (1968), no siempre resulta tan severa ya que, en la mayoría de los casos, la hembra responde con un seguimiento o aproximación al macho líder.

La función de este comportamiento es el control de las

hembras para el mantenimiento de la integridad del harén (Abegglen, 1984; Kummer, 1968; Nagel, 1973). La eficacia del "herding" y, por tanto, la respuesta de aproximación o seguimiento de la hembra es variable dependiendo de la experiencia del macho y de su grado de hibridación con otros babuinos de sabana, en los que la conducta de pastoreo no parece estar incluida en su repertorio conductual (Kummer et al., 1970; Nagel, 1971 y 1973; Müller, 1980; Peláez, 1982a; Sugawara, 1982 y 1988).

Se registró la conducta de pastoreo cada vez que ocurría parte de la secuencia descrita anteriormente, distinguiéndose entre pastoreo con éxito (la hembra responde con seguimiento o aproximación) o pastoreo sin éxito (no seguimiento de la hembra). Se consideró la ocurrencia del evento cada vez que el macho iniciaba la secuencia, siempre que transcurriese entre ellas un tiempo superior a 5 sg. Si el seguimiento de la hembra era parcial y el macho iniciaba de nuevo la secuencia se consideró como un nuevo evento.

Seguimiento

En numerosas ocasiones la hembra sigue al macho en los desplazamientos de éste en ausencia de comportamientos de pastoreo. También es frecuente observar, típicamente en los babuinos de sabana, cómo los machos siguen a aquellas. Se registró seguimiento (following) cada vez que el individuo focal era precedido por (actor) o precedía (receptor) a una o varias hembras a una distancia no superior a 2 m., durante un tiempo superior a los 5 sg. o una distancia de dos veces la longitud del cuerpo. Se consideró como un solo evento en el caso de no transcurrir más de cinco segundos desde que la pauta se interrumpiera por detenerse un tiempo superior a 5 sg., cualquier interacción o cambio del sentido de alguno de los participantes.

Sugawara (1982 y 1988) sostiene que el seguimiento persistente del macho híbrido a la hembra, es un mecanismo compensatorio para mantener la cohesión de su harén, especialmente debido a una incapacidad o ineficacia para el pastoreo, por lo que se le puede considerar como un mecanismo "controlador" del macho líder para mantener la integridad del harén.

Espulgamiento

El espulgamiento o comportamiento de aseo es un comportamiento afiliativo (Seyfarth y Cheney, 1984; Stambach y Kummer, 1982) muy extendido entre los primates con el fin de aumentar la cohesión social. Se produce entre machos y hembras o entre hembras, pero rara vez entre machos adultos (en babuinos). En babuinos (Saunders y Hausfater, 1988) y primates con estructura social tipo harén, la dirección del

espulgamiento es de carácter "centrípeto": las hembras espulgan más frecuentemente al macho que lo que ellas reciben de él (Nagel, 1973; Sugawara, 1988).

El espulgamiento activo del macho puede depender de múltiples factores como son el estado sexual de las hembras o la presencia de crías (Byrne et al., 1990) y puede servir para aumentar la cohesión espacial (Sugawara, 1982 en babuinos híbridos). Debido a que el pastoreo, el seguimiento persistente del macho a la hembra y el espulgamiento son conductas utilizadas por los machos híbridos para mantener la cohesión espacial (Sugawara, 1982 y 1988), se consideraron mecanismos cohesivos o "controladores" del macho.

Parece ser que la tendencia de las hembras a espulgar a su líder de harén está motivada por la posibilidad de obtener un mejor acceso a recursos alimenticios (Kaumanns et al., 1987; Oliver, 1978), cultivar las relaciones sociales (Stammach y Kummer, 1982), mejorar o mantener la posición social (Seyfarth, 1980), reducir las tendencias agresivas del macho (McKenna, 1978; Terry, 1970), así como para una función de limpieza y remoción de ectoparásitos.

El comportamiento del espulgamiento empieza desde que los dos individuos entran en contacto corporal y termina cuando éste se rompe durante un tiempo superior a los 5 sg. o cuando el individuo espulgador realiza otro comportamiento.

Se registró como evento mediante el registro continuo y como estado (medido en tiempo de duración) mediante el registro instantáneo, distinguiéndose si el macho focal era receptor o actor del espulgamiento. Si dos individuos espulgaban simultáneamente al macho focal, se registró la ocurrencia de dos eventos.

3. Conductas agonísticas

Agresión con contacto

Es una categoría de comportamiento que agrupa conductas agresivas en las que se produce contacto corporal que incluye lucha, mordiscos, manotazos y agarrones del macho focal con otros individuos. Se consideró la ocurrencia de una agresión con contacto cada vez que ocurría alguna de las pautas mencionadas y siempre que hubieran transcurrido al menos 5 sg. desde la ocurrencia de una interacción agresiva similar en la misma diada o alguno de los participantes en la interacción realizara un comportamiento distinto o con otro individuo. Se registraba si el individuo focal era actor o receptor de la interacción y se consideró que habían ocurrido dos agresiones con contacto si la conducta se producía entre el focal y dos individuos. Si había una hembra participante, se distinguió entre agresión con contacto y pastoreo dependiendo del contexto en el que la interacción tenía lugar (véase Pastoreo) ya que en la segunda, la hembra es

invariablemente la receptora de la agresión. Dado que la medida de interés radica en la frecuencia de ocurrencia de los eventos, la estrategia utilizada fue el registro continuo.

Agresión sin contacto

Agrupar distintos comportamientos agresivos en los que no hay contacto corporal, incluyendo displays de amenaza y persecuciones:

- displays de amenaza: se caracterizan por la retracción de cejas, sacudida de mano en el suelo, boca en forma de O, todas ellas con mirada fija en el contrario.
- persecución: consiste en el seguimiento de un individuo (actor) por otro (receptor) que evita ser alcanzado, durante un período de tiempo no inferior a 5 sg. o habiéndose desplazado ambos participantes en un sentido como mínimo equivalente a dos veces la longitud del cuerpo. La persecución finaliza cuando el actor deja de perseguir o se dirige en un sentido distinto del receptor. Si se invertían los roles de actor y receptor, la persecución se registraba como otro evento distinto.

Como para la agresión con contacto se consideró la ocurrencia de una agresión sin contacto entre dos individuos cada vez que se producía el evento, con las consideraciones anteriores y siempre que hubieran transcurrido como mínimo 5 sg. desde la ocurrencia de una amenaza o, en su caso persecución, en la misma diada u otro de los participantes se implicara en una conducta distinta o con otro individuo

Tensión

Es un estado que precede, sucede y, obviamente, acompaña a un episodio agonístico. Este estado incluye los displays de mascar y bostezar, estando en algunos casos acompañados del barrido del suelo con una mano. Se inicia cuando se observa alguno de estos displays u otra conducta agresiva, terminando cuando transcurre un intervalo superior al del muestreo instantáneo sin la ocurrencia de una nueva conducta de tensión. Se registró la duración del estado mediante el registro instantáneo.

Desplazamientos

Se consideró la ocurrencia de un desplazamiento cada vez que un individuo se aproximaba hacia la posición ocupada por otro (desplazado), el cual abandonaba el lugar actual que podía ser ocupado (suplantación) o no por el primero. Es por lo tanto un cambio de posiciones: el individuo desplazado cambia de posición en el espacio por la presencia del individuo que desplaza. Si el desplazamiento se produce en un

contexto alimenticio se considera interferencia por la comida y no un desplazamiento (véase más adelante en Interferencias por la comida). La diferencia se establece, por tanto, en función del contexto (alimentario o no) en el que se produzca.

Saludo

Comprende varias pautas de conducta que se producen entre los babuinos macho, especialmente entre los machos reproductivos (Colmenares, 1990; Peláez, 1983) y tienen un componente de apaciguamiento, amistoso o de reconciliación (véase de Waal y Yoshihara, 1983; de Waal y Hoekstra, 1980), pudiéndose catalogar como comportamiento afiliativo o sociopositivo. Dentro del comportamiento de saludo encontramos una amplia variedad de pautas: lipeo, tirón de pene, palpación de grupa, monta, presentación de cuartos traseros, etc. (pueden consultarse Peláez, 1982a y b, 1983 para una descripción más detallada de estas pautas). Parece ser que existe una correlación entre el estatus social de los machos, las frecuencias de saludo y las interacciones agresivas (Colmenares, 1990), así como con las características de los harenes (Sugawara, 1982; Peláez, 1982a y b).

4. Patrones de actividad

Locomoción

En la locomoción el animal se desplaza de un lugar a otro sin ninguna causa aparente que se derive de otra interacción social (p.e. desplazamiento, interrupción, agresión, etc.) La locomoción significa un coste en tiempo y energía que el animal gasta para obtener algún beneficio (comida, seguridad, etc.). Se anotó mediante el registro instantáneo, el tiempo que el animal dedicaba a la locomoción.

Inactividad

La inactividad se considera un estado en el cual el animal no realiza ninguna de las conductas descritas previamente, ni participa en interacciones con otros individuos. Igual que en el caso anterior, se anotó mediante el registro instantáneo.

5. Conductas de alimentación

Tiempos de alimentación

Se registró que un animal estaba comiendo desde el instante en que entraba en contacto con el alimento,

incluyendo manipulación, transporte, masticación y deglución. La conducta finalizaba cuando alguna de estas actividades no se observaba en un período de 5 sg.

Las conductas de alimentación se registraron mediante registro continuo e instantáneo, considerándose, además del tiempo total dedicado a la alimentación, el tiempo de alimentación en el cuarto interior (mediante la filmación), en el recinto exterior (así como en cada una de las zonas), el número de veces que el animal se alimentaba ininterrumpidamente (intervalo de alimentación o "feeding bout") y la duración de los intervalos de alimentación.

Se consideró un feeding bout como un intervalo de alimentación ininterrumpida, limitado por intervalos de no alimentación superiores a 5 sg. o interacciones del individuo.

Para los machos que viven en un grupo, el número y duración de los intervalos de alimentación está afectado por variables ecológicas como el tamaño y distribución de las parcelas de comida, por las interacciones sociales de otros miembros del grupo y el número de individuos que tienen que compartir la misma parcela de comida (Slatkin, 1975; Slatkin y Hausfater, 1976).

Latencias de acceso al alimento

Las latencias de acceso al alimento son el tiempo que transcurre desde el inicio de la sesión de observación (período 1) hasta que el animal come por primera vez. Se ha considerado que un animal empieza a comer cuando al menos come durante 30 sg. seguidos, medidos en número de intervalos de 15 sg. mediante el registro instantáneo. Para ello se utilizaron las observaciones que se filmaron en el cuarto interior. En la situación de alimento concentrado, se consideraron dos tiempos de latencia, uno hasta que el animal come en el cuarto interior que es lugar donde está el alimento, y segundo hasta que come sin tener en cuenta el lugar. Las latencias son útiles para obtener una medida del acceso de un individuo a las fuentes alimenticias.

Interferencias por el alimento

Las interferencias por el alimento consisten en una interrupción en el comportamiento de comer por la presencia de otro individuo. El macho focal puede ser actor o receptor de la interferencia. Normalmente, el individuo actor de la interferencia intenta obtener comida del otro individuo mediante comportamientos agonísticos. Así, el individuo interferido pierde el trozo de comida, deja de comer o traslada la comida a otro lugar. La interferencia por la comida es considerada como una estrategia compensatoria (Post et al., 1980) para obtener alimento por parte de algunos

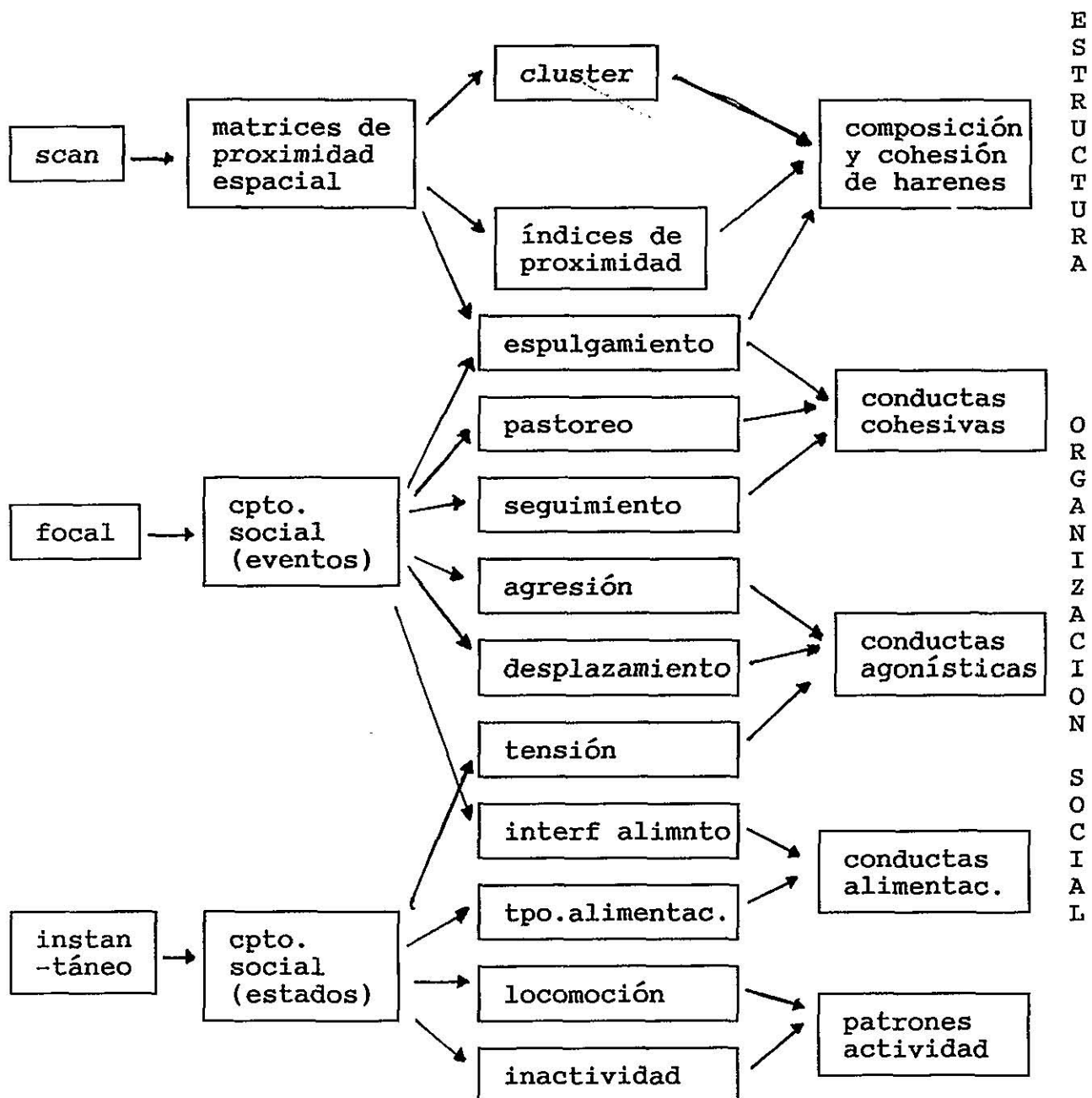
individuos que tienen peor acceso a las fuentes de alimentación y constituye una medida eficaz para valorar la competición directa por la comida (Post et al., 1980; van Sckaik, 1988; Janson y van Schaik, 1988). Se anotaron los eventos producidos así como el receptor de la interferencia (cualquier individuo de la colonia) mediante el registro continuo.

Alimento suministrado por los visitantes

Aunque se observó en ausencia o escasa presencia de visitantes, se utilizó el número de veces que los machos obtenían alimento de los visitantes ya que esta incidencia, que ocurría al final de la sesión de observación (período 3), nos permitía registrar qué machos obtenían el alimento a partir de otra fuente alimenticia como una posible estrategia compensatoria. Cada evento se anotó cuando el animal comía alimento suministrado por algún visitante con intervalos de alimentación superiores a 5 sg. mediante registro continuo.

Resumen esquemático

Figura 3. Esquema de los métodos de muestreo utilizados en la observación a partir de la proximidad espacial y conductas de los machos (sólo las más representativas) en el estudio de la estructura y organización social.



ANALISIS DE LOS DATOS

Estructura social de la colonia

Como punto de partida y con el objetivo de conocer la estructura social, se analizó la composición de la colonia y se clasificó en las distintas unidades sociales (harenes) siguiendo los criterios utilizados por Kummer (1968) para identificar los harenes: los miembros de la unidad están más cerca entre ellos que con el resto de la tropa (asociación espacial), y las frecuencias de comportamiento social son significativamente mayores entre miembros de la misma unidad que entre miembros de otras unidades.

En base a los criterios de Kummer se hicieron matrices de proximidad en la situación control, concretamente, a partir del número de veces que un individuo está próximo a otro (1,5 m.), datos obtenidos mediante los "scans". A partir de ellas, se realizaron análisis de cluster (aglomerados) por el método del "vecino más próximo" con amalgamación simple o SLCA (single link cluster-analysis) debido a sus grandes propiedades y simplicidad (Morgan *et al.*, 1976). En cuanto a la medida de similitud, se aplicaron las distancias Euclidianas que son las más utilizadas en las investigaciones en ciencias sociales (Aldenderfer y Blashfield, 1984). De esta forma se estableció la asociación espacial de los individuos de la colonia (excepto juveniles).

En base al criterio de comportamiento social, se utilizaron las proporciones de comportamientos de espulgamiento, obteniendo concretamente, sociogramas de espulgamiento. Dichas proporciones se obtuvieron partir del número de espulgamientos entre una diada (macho-hembra) multiplicado por el número de muestreos focales de cada macho en cada situación y dividido por el mismo valor en todos los casos (124 en la situación concentrada, 72 en la dispersa y 83 en la control). De esta forma se obtuvieron las frecuencias de espulgamiento para el mismo número de observaciones en cada macho. La utilidad de los sociogramas fue complementar o aclarar los resultados obtenidos mediante la asociación espacial y de esta forma se pueden descartar hembras que por distintas causas están próximas a un macho pero con el cual no tienen ninguna relación social.

A partir de los datos obtenidos mediante el análisis de cluster y el comportamiento de espulgamiento y así la identificación de los distintos harenes y su composición, se analizó la cohesión espacial intraharén mediante los índices de proximidad espacial en las distintas situaciones. Dichos índices determinaban la proporción de veces que dos individuos A y B estaban en proximidad espacial mediante la fórmula (Martin y Bateson, 1986; Colmenares, 1986):

$$AB + BA / A + B$$

donde AB corresponde a la frecuencia en que A fue observado

en proximidad de B; BA a la que B fue observado en proximidad de A; A corresponde al número total de veces que A fue observado y B al número total de observaciones en las que se observó a B.

Sumando los índices de proximidad de cada hembra con su líder de harén y dividiendo por número de hembras de cada harén, se obtuvo para cada macho un índice medio de proximidad del harén en cada una de las tres situaciones. Este índice medio de proximidad nos indica el grado de cohesión espacial de los individuos adultos de cada harén, o sea, la probabilidad de encontrar una hembra en proximidad al macho por cada "scan" realizado.

Como uno de nuestros principales objetivos es conocer la influencia de la distribución del alimento en la estructura social, se comparó (ANOVA) la cohesión espacial (índices de proximidad espacial) de los harenes en las distintas situaciones.

Influencia de la distribución del alimento en el comportamiento de los machos

El diseño de este estudio permitió analizar los comportamientos (variables dependientes) anteriormente descritos en función de la forma de distribución del alimento y de los períodos de observación, siendo por tanto éstas las

variables independientes utilizadas. Debido al bajo número de machos adultos (siete) disponibles para el estudio, no se pudieron hacer comparaciones individuales entre los siete machos, quedándonos en todo caso a un nivel descriptivo.

Para el estudio de la influencia de la distribución del alimento y de los períodos en el comportamiento de los machos, se realizó un análisis de varianza ANOVA para comprobar la influencia de la situación, el período y su interacción, sobre cada variable dependiente de forma aislada. A continuación se analizaron dos a dos, mediante la prueba de Scheffé, aquellas variables en las que se había encontrado diferencias significativas.

La utilización de las pruebas ANOVA y el *post hoc* de Scheffé se debe a que éstos permiten analizar de forma potente y en detalle cada una de las variables dependientes y la interacción de las independientes (Siegel, 1972). Aunque se suponía una distribución normal de la muestra, "el ANOVA es una prueba muy robusta ante la ausencia de normalidad y puede aplicarse sin mayores reticencias respecto a la normalidad" "Los estudios realizados demuestran que la violación del supuesto de normalidad no trae consecuencias graves en el ANOVA, puesto que no se incrementa la probabilidad de cometer el Error de Tipo I, especialmente si las muestras son moderadamente grandes. Es decir que las inferencias que se hagan respecto a las medias de las poblaciones son válidas tanto si éstas son normales como si

se apartan de la normalidad, siempre que el tamaño de las muestras sea suficientemente grande" (San Martín y Pardo, 1989, pág 195-196). Estos mismos autores (pág 182) indican que "la prueba de Scheffé permite llevar a cabo cualquier tipo de comparación: las medias de dos en dos, una media con una función lineal de las demás, etc. Es la más conservadora de las pruebas a posteriori; ofrece menor número de diferencias significativas. Se puede utilizar con tamaños de observaciones por tratamiento iguales o distintos. Es, además, muy robusta frente a los supuestos de normalidad e igualdad de varianzas".

La variabilidad en el comportamiento de los machos podría estar relacionada con una variable propia del sujeto como es la edad, por lo que se realizaron correlaciones de rangos mediante la prueba de Spearman que pudieran apuntar si este factor pudiera tener relación con dicha variabilidad. El coeficiente de correlación de Spearman (r_s) nos indicó la relación (o asociación) entre dos variables cuantitativas con n pares de valores ordinales (Domenech i Massons, 1977; Siegel, 1972).

RESULTADOS

ESTRUCTURA SOCIAL DE LA COLONIA

Descripción de la estructura social mediante criterios espaciales y sociales

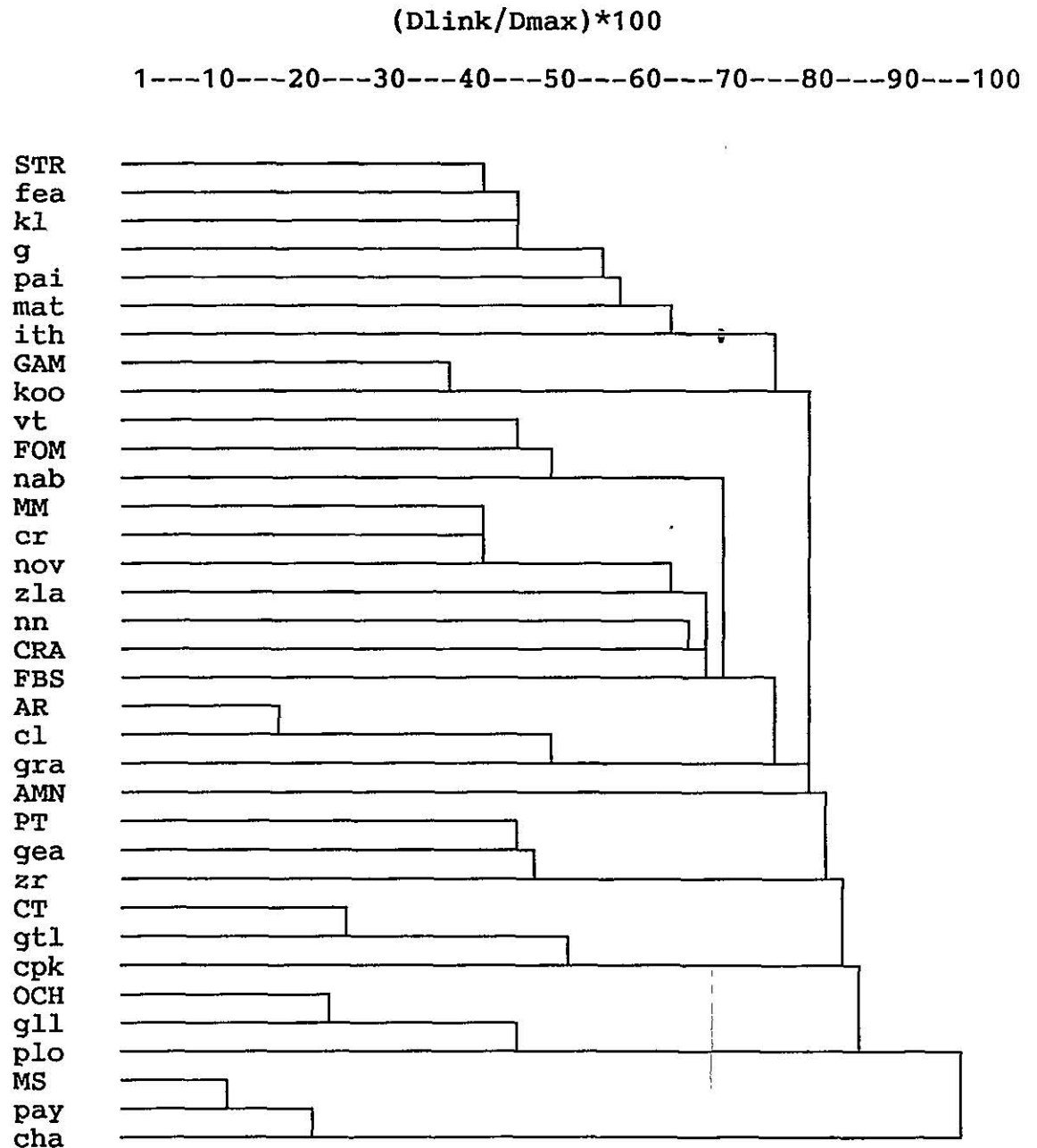
1. Situación control

En el estudio de la composición de la colonia mediante un criterio de asociación espacial (véase Análisis de los datos), se utilizó el análisis de cluster (véase Figura 4) en la situación control. Considerando un nivel de amalgamación de 70, se obtuvieron diez unidades sociales, más concretamente en nueve grupos y un macho subadulto solitario (AMN). Dichos grupos estaban compuestos por uno o varios machos y una o varias hembras (Tabla VI):

Tabla VI. Unidades sociales en la situación control obtenidos a partir del análisis de cluster a un nivel de amalgamación de 70. Los machos se representan en mayúsculas y las hembras en minúsculas.

STR	fea	kl	g	pai	mat	ith
GAM	koo					
FOM	vt	nab				
MM	cr	nov	zla	nn	CRA	FBS
AR	cl	gra				
PT	zr	gea				
CT	gtl	cpk				
OCH	gll	plo				
MS	pay	cha				
AMN						

Figura 4. Dendrograma en la situación control obtenidos mediante el análisis de cluster por las matrices de proximidad espacial. Las letras mayúsculas corresponden a los machos, las minúsculas a las hembras. Nivel de amalgamación 70.

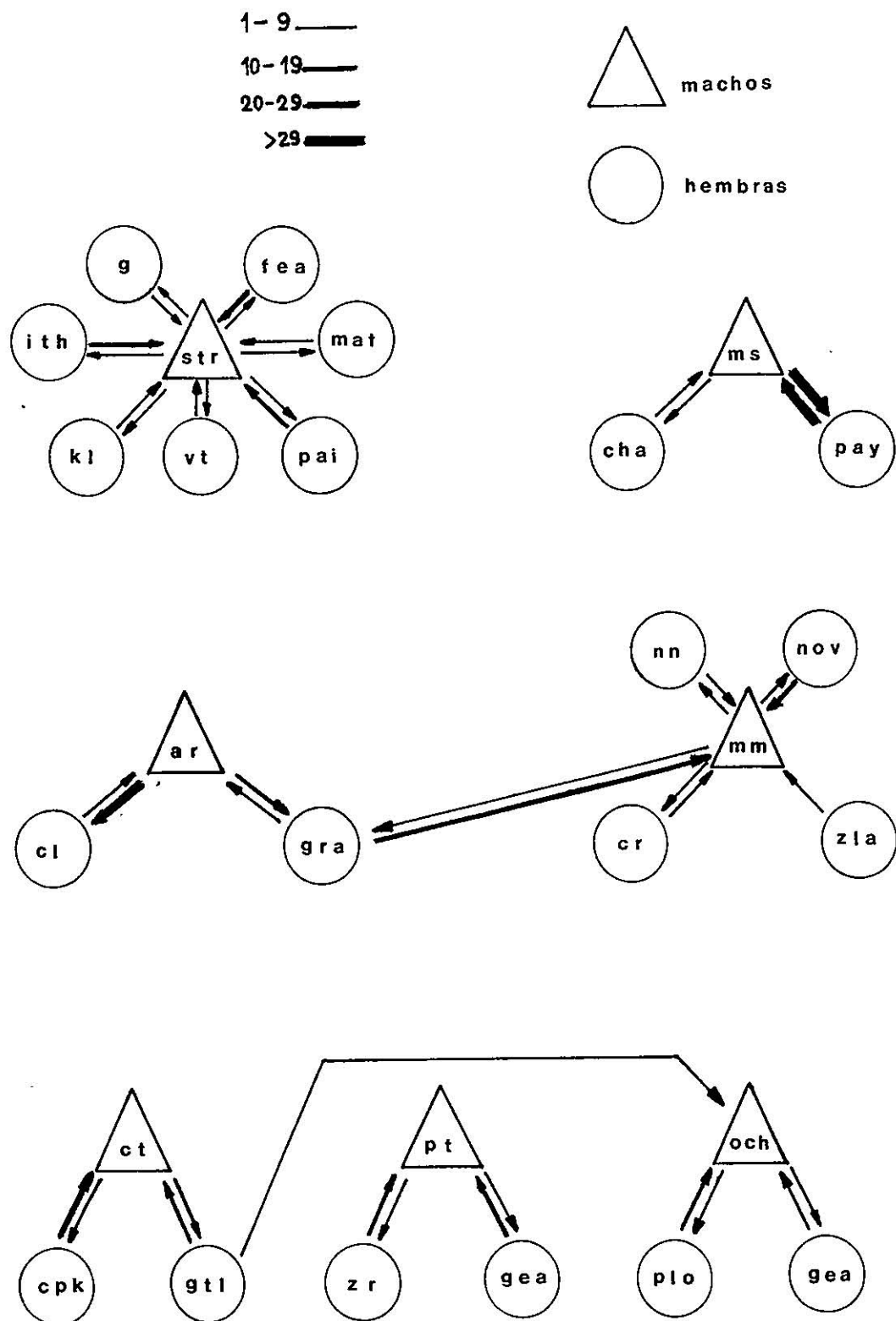


De los nueve grupos, claramente se distinguen en el dendrograma de la Figura 4 ocho grupos que corresponden al tipo de estructura social tipo harén (véase pág. x de la Introducción), formados por STR, FOM, AR, PT, CT, MM, OCH y MS. La pareja formada por GAM y koo puede considerarse todavía integrada en el harén de STR del cual GAM es un subadulto seguidor que posiblemente pudiera formar una unidad independiente con la hembra koo en función de lo observado durante el período de estudio. Otro grupo que surge del análisis está formado por FOM con las hembras vt (esta hembra proviene del harén de STR, véase Tabla II) y la hembra nab, que entró en la menarquia a primeros de Abril de 1990.

MM es un nuevo líder (véase el dendrograma de la Figura 4) que apareció asociado espacialmente a las hembras cr, nov y zla, aunque también parece tener una menor asociación espacial (nivel de amalgamación próximo a 70) con la hembra nn y los machos subadultos CRA y FBS. El macho subadulto AMN no parece tener asociación espacial con ningún otro miembro de la colonia.

Otra observación que se obtuvo de estos resultados fue la diferente proximidad entre los individuos que componen las distintas unidades sociales. De todas formas, la proximidad intraharén se trata posteriormente en la sección de Cohesión espacial mediante los índices de proximidad espacial.

Figura 5. Sociogramas de las frecuencias de espulgamiento en la situación control.



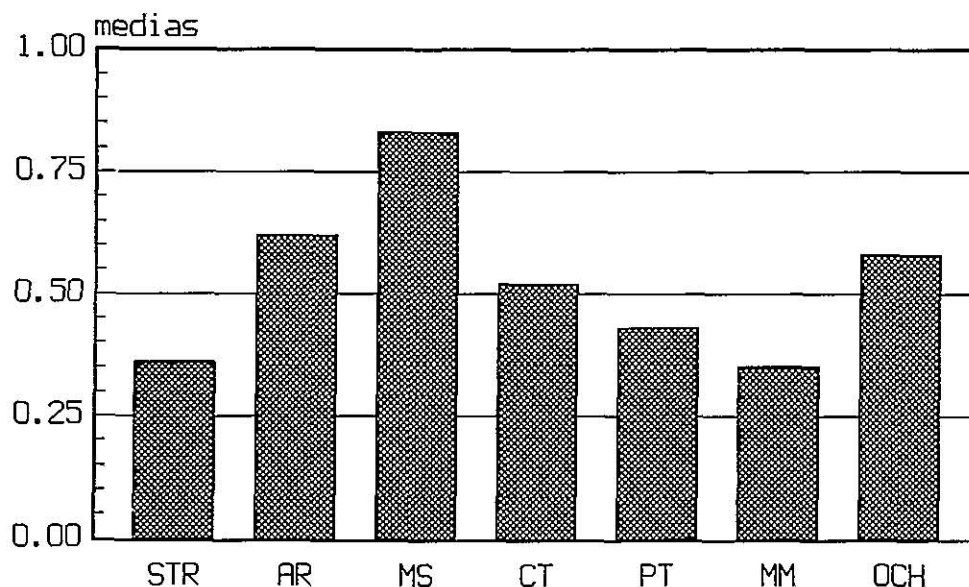
Los criterios de asociación espacial (análisis de cluster) y comportamientos sociales (sociogramas de espulgamiento) utilizados para la descripción de la estructura social de la colonia de babuinos coincidieron con la composición que "intuitivamente" suponíamos previamente a cualquier registro observacional (Tabla II). Pero pensamos que dicha descripción puede ser útil para comprender la dinámica social de una colonia de primates, ya que en algunos casos los análisis de cluster o los sociogramas no reflejan el componente temporal y por tanto, las variaciones en la composición de los grupos de la colonia.

Cohesión espacial en la situación control

La cohesión espacial de cada harén se midió mediante los índices de proximidad espacial (véase la sección de Análisis de datos) que nos indicaban la probabilidad de encontrar una hembra en un radio de 1,5 m. del macho líder de harén por cada muestreo scan realizado. Al respecto pensamos que la cohesión espacial tenía alguna relación con la edad de los machos ya que los machos de mayor edad tienen más riesgo de perder alguna hembra que los machos más jóvenes y por ello mantendrían una mayor cohesión espacial con sus hembras. Por ello se realizó la prueba de Spearman para saber si la edad de los machos estaba correlacionada con los índices de proximidad espacial. Los resultados obtenidos para la situación control fueron (Spearman $r_s = .58$, $p = .001$, $N = 581$)

(Figura 6).

Figura 6. Proximidad media de una hembra a cada macho en un radio de 1,5 m. en la situación control Correlación con la edad (Spearman $r_s=.58$, $p=.001$, $N=581$)



Los valores más altos nos indican que en estos harenes existe una mayor cohesión espacial, entendida como proximidad media de las hembras al macho líder del harén.

2. Situación experimental

Como se ha descrito anteriormente en las distintas secciones de la Introducción, los distintos modelos consideran que la estructura social está últimamente determinada por la fuente de alimentación ya que esta influye en la competición entre las hembras. Por tanto, nuestras hipótesis apuntan a que una diferente distribución del

alimento debería influir en las relaciones sociales de las hembras y por tanto en la estructura social y conducta de los machos en la situación experimental.

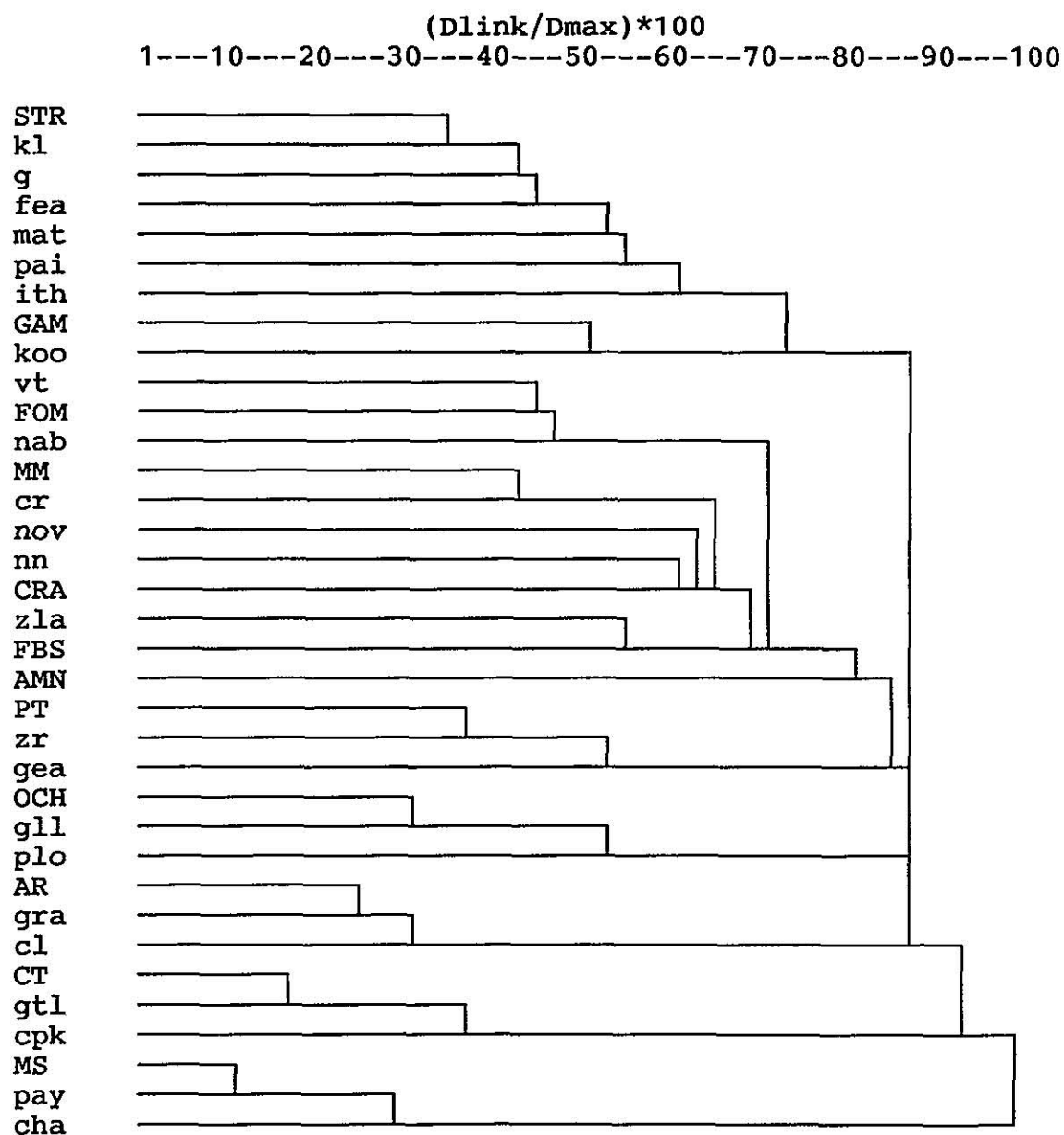
Para estudiar la influencia de la distribución del alimento en la asociación espacial de los harenes, se realizaron los análisis de cluster en la situación concentrada (Figura 7) y en la dispersa (Figura 8) con el mismo nivel de amalgamación (70) que se utilizó anteriormente en la situación control.

En la situación concentrada obtuvimos también diez unidades sociales compuestas por nueve grupos y un macho subadulto solitario (Tabla VII):

Tabla VII. Unidades sociales en la situación concentrada. Leyenda en tabla VI.

STR	kl	g	fea	mat	pai	ith
GAM	koo					
FOM	vt	nab				
MM	cr	nov	nn	zla	CRA	FBS
PT	zr	gea				
OCH	gll	plo				
AR	gra	cl				
CT	gtl	cpk				
MS	pay	cha				
AMN						

Figura 7. Dendrograma obtenido mediante análisis de cluster en la situación concentrada. Nivel de amalgamación 70. Leyenda en Figura 4.

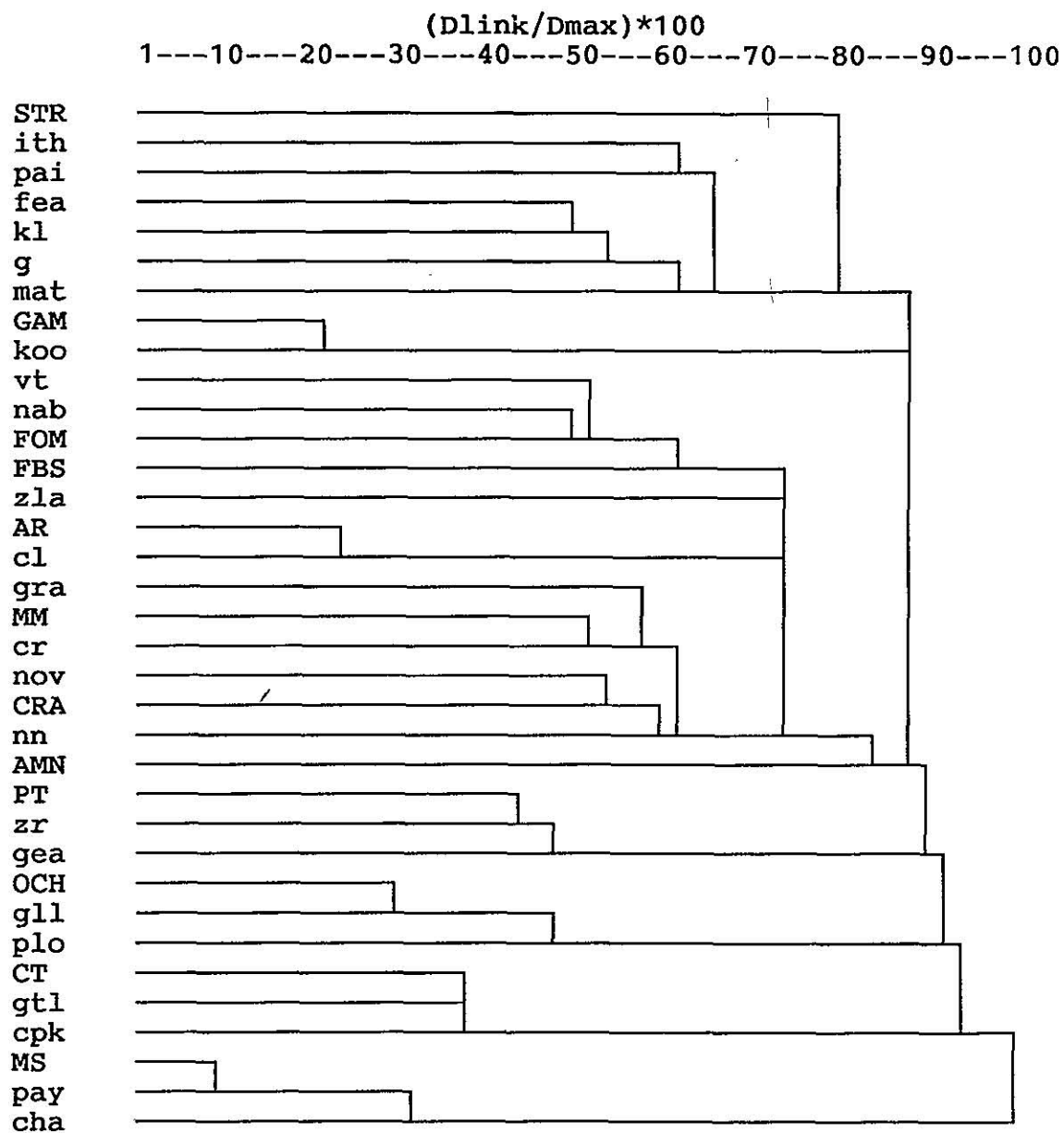


En la situación dispersa (Figura 8), con el mismo nivel de amalgamación utilizado en las situaciones control y concentrada, se obtuvieron doce unidades sociales compuestas por nueve grupos y tres individuos aislados (Tabla VIII):

Tabla VIII. Unidades sociales en la situación dispersa. Leyenda en Tabla VI.

STR					
ith	pai	fea	kl	g	mat
GAM	koo				
FOM	vt	nab	FBS		
zla					
AR	cl				
gra	MM	cr	nov	CRA	nn
PT	zr	gea			
OCH	gll	plo			
CT	gtl	cpk			
MS	pay	cha			
AMN					

Figura 8. Dendrograma obtenido mediante análisis de cluster en la situación dispersa. Nivel de amalgamación 70. Leyenda en Figura 4.



Comparación de la estructura social en las situaciones control y experimental mediante criterios espaciales y sociales

En las tres situaciones se observó que los harenes formados por MS, CT, OCH, PT y la pareja GAM-koo permanecen asociados con los mismos individuos. En cambio los harenes de STR, MM, AR y FOM aparecieron con distintas asociaciones espaciales al comparar las tres situaciones. Las diferencias fueron las siguientes:

En la situación concentrada STR estuvo asociado a seis hembras (como en la situación control), mientras que en la situación dispersa no apareció asociado a ninguna de ellas (considerando el mismo nivel de amalgamación) ya que estas hembras aparecieron agrupadas en dos subunidades, estando más asociadas entre sí que con el macho líder.

El macho MM aparecía asociado en la situación concentrada y en la control con cuatro hembras (zla, cr, nov y nn) y dos machos subadultos (CRA y FBS), mientras que en la situación dispersa, zla está menos asociada (nivel de amalgamación superior a 70) y gra, que en la situación concentrada y control aparecía asociada a AR, aparece asociada a MM. Semejante sería el caso del macho subadulto FBS, que en la situación dispersa está asociado a FOM mientras que en la concentrada y control lo está a MM.

El macho AR en la situación concentrada y control apareció fuertemente asociado a las hembras cl y gra, mientras que en la situación dispersa sólo a cl, ya que la hembra gra en esta situación pareció estar más asociada a MM.

La asociación que existe en el macho FOM en la situación concentrada con vt y nab, en la situación dispersa varió al aparecer también asociado al macho subadulto FBS.

Como se hizo anteriormente con la situación control, utilizamos los sociogramas para comprobar si las aparentes variaciones en la composición espacial observadas en las situaciones concentrada y dispersa se correspondían con variaciones en los criterios sociales (espulgamiento).

Por un lado, la composición de los harenes MS, CT, OCH y PT que anteriormente en las situaciones concentrada, dispersa y control no variaban, presentaron la misma composición mediante el criterio de comportamiento social (espulgamientos) (Figuras 9 y 10). Por otro lado, mediante los sociogramas se intentó aclarar las variaciones observadas mediante los análisis de cluster. Para ello se describen los resultados obtenidos mediante los sociogramas únicamente en los harenes cuyos machos eran focales del estudio y en los que mediante el criterio de asociación espacial presentaron variaciones (STR, AR y MM).

Figura 9. Sociogramas de las frecuencias de espulgamiento en la situación concentrada. Leyenda en Figura 5.

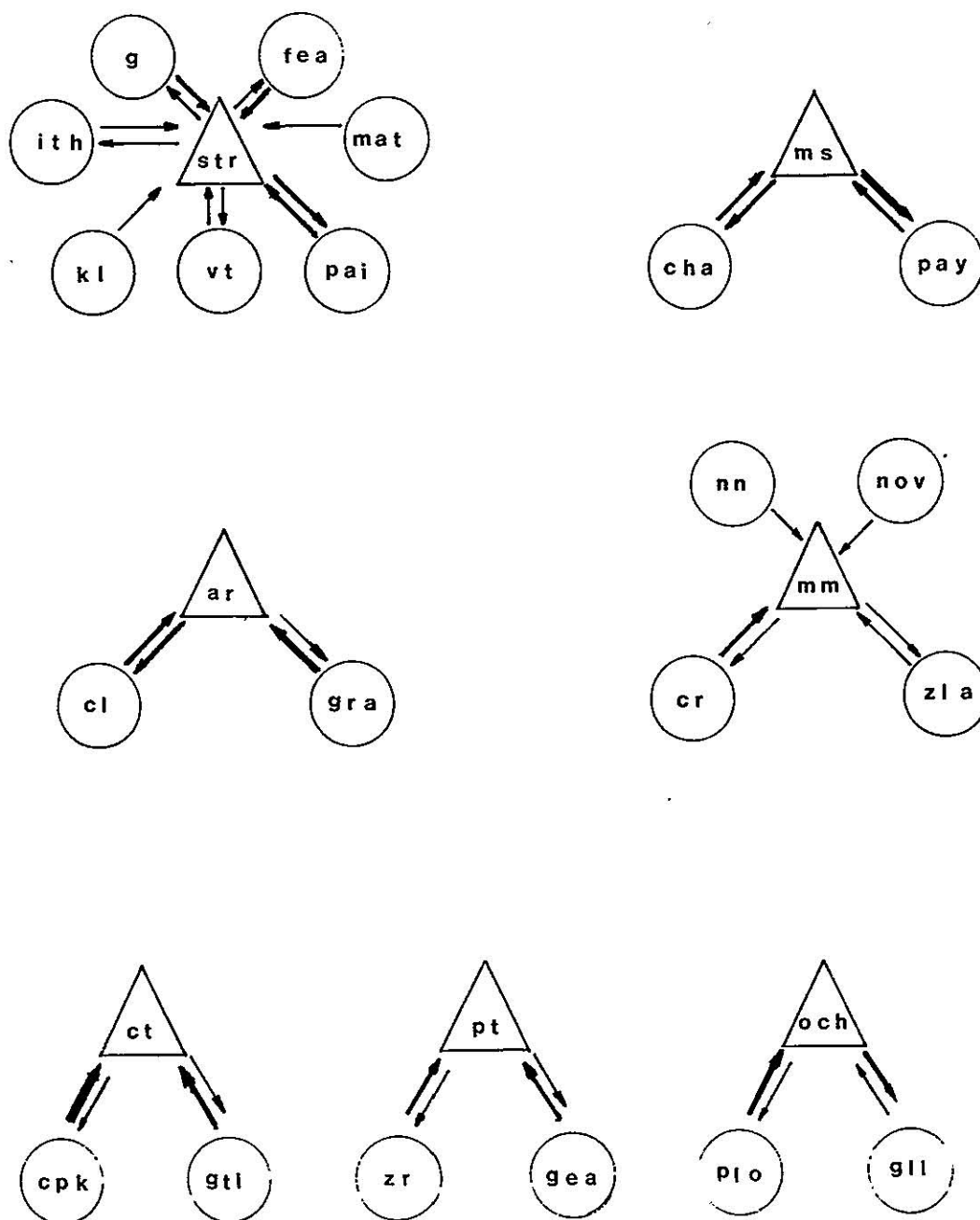
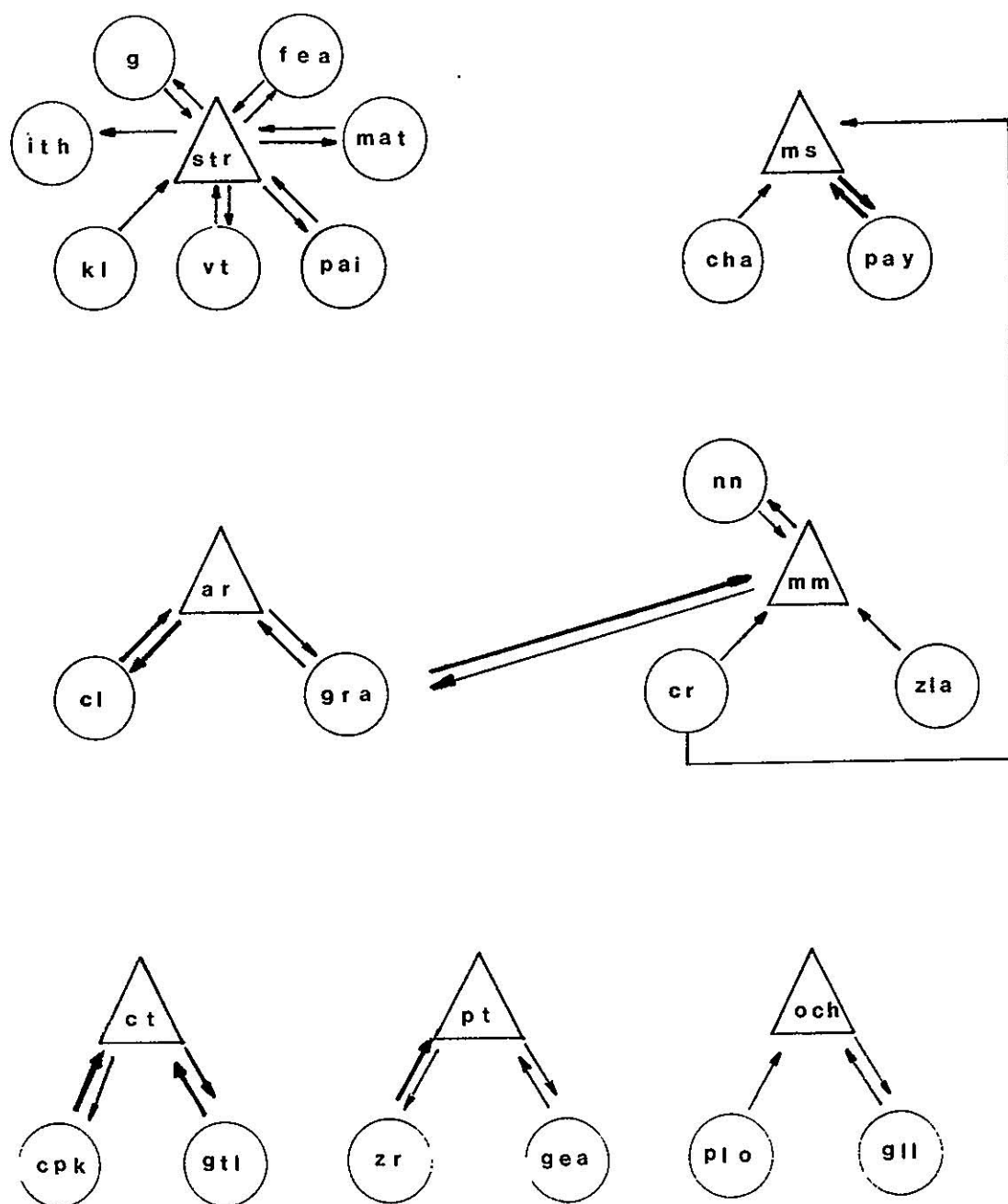


Figura 10. Sociogramas de las frecuencias de espulgamiento en la situación dispersa. Leyenda en Figura 5.



En la situación concentrada y control el macho STR fue espulgado por sus seis hembras, resultado que coincidió con el obtenido mediante la asociación espacial. En cambio, en la situación dispersa se observaron algunas diferencias: en el espulgamiento receptor, no fue espulgado por ith y sólo en una ocasión por mat. En el espulgamiento actor estas hembras sólo recibieron un espulgamiento de STR y kl ninguno. Estos resultados indican que en la situación dispersa se produjo una dispersión espacial (menor asociación espacial) de las hembras de STR acompañado de una reducción de los comportamientos de espulgamiento de algunas hembras del harén, variación que no ocurrió en la situación de alimento concentrado.

El macho AR en la situación concentrada presentó altas frecuencias de espulgamiento de cl y gra, resultado que coincidió con la gran asociación espacial con estas hembras. En la situación dispersa, los espulgamientos con cl se mantuvieron con similares valores, mientras que gra en esta situación espulgó tanto a AR como a MM. Respecto a este último macho, en la situación concentrada fue espulgado por zla, cr, nn y nov (y no por gra), mientras que en la situación dispersa lo fue por zla, cr, nn y gra (y no por nov).

Aunque posteriormente se analiza la variación en las frecuencias de los espulgamientos, como resumen, los resultados obtenidos en la estructura social de la colonia al

comparar las situaciones control, concentrada y dispersa indicaron variaciones en el grado de asociación de algunos harenes, concretamente en los que tenían débiles asociaciones espaciales y sociales.

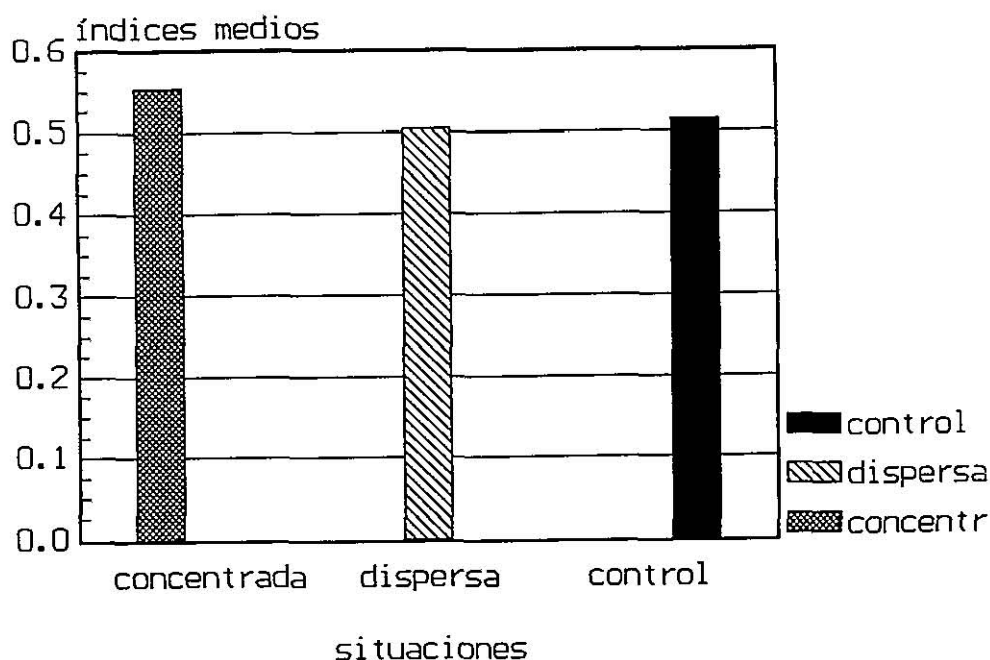
Comparación de la cohesión espacial en las situaciones experimental y control

Aunque a partir de los análisis de cluster se puede observar distintos grados de asociación espacial intraharén, analizamos ésta, como en la situación control, mediante los índices de proximidad espacial para las situaciones concentrada y dispersa, y la comparamos con la primera. Nuestra hipótesis apunta a que la cohesión espacial variará debido a la diferente distribución del alimento. Concretamente, en la situación concentrada cabría esperar una mayor cohesión espacial que en la situación dispersa, en la que la dispersión del alimento produciría una dispersión de los individuos de la colonia y por tanto una menor cohesión espacial intraharén.

El análisis de los índices de proximidad de todos los harenes en general en las distintas situaciones (concentrada, dispersa y control) mediante el ANOVA, indicó que existían diferencias significativas ($F_{2,1642}=3.695$, $p=.024$) al comparar las tres situaciones (Figura 11). El análisis *post hoc* mediante la prueba de Scheffé nos indicó que las diferencias

se producían entre la situación concentrada y la dispersa ($p=.028$), pero no entre la concentrada y la control ni entre la situación dispersa y control.

Figura 11. Índices de proximidad espacial de todos los harenes en las distintas situaciones (ANOVA $F_{2,1962}=3.695$, $p=.024$). El análisis *post hoc* indicó sólo diferencias entre las situaciones concentrada-dispersa (Scheffé $p=.028$), pero no entre concentrada-control y dispersa-control.



Con el mismo razonamiento que en la situación control (véase cohesión espacial en la situación control), pensamos que la edad de los machos también tendría una correlación con los índices de proximidad en las situaciones concentrada y dispersa. Mediante el test de correlación de Spearman, se encontraron correlaciones significativas y positivas de la edad de los machos con los índices de proximidad en la situación concentrada ($r_s=.65$, $p=.001$, $N=867$) y en la dispersa ($r_s=.32$, $p=.001$, $N=503$).

Resumen

1) A modo de resumen, la colonia de babuinos está formada por nueve unidades sociales tipo harén (STR, AR, MS, CT, PT, MM, OCH, GAM y FOM) y un macho subadulto solitario (AMN). El harén de FOM y la pareja GAM-koo se formaron durante el período de estudio por mecanismos normales de separación de los harenes. La composición de los distintos harenes se determinó mediante criterios de asociación espacial (análisis de cluster) y criterios sociales (sociogramas de espulgamiento).

2) De los siete harenes estudiados, tres (STR, AR y MM) presentaron algunas diferencias de asociación entre sus miembros al comparar las situaciones control, concentrada y dispersa, y variación en las frecuencias de espulgamiento de algunas hembras en la última situación.

3) En las distintas situaciones estudiadas, los harenes fueron más cohesivos en la situación concentrada y menos cohesivos en la situación dispersa, teniendo en la situación control valores intermedios.

4) La cohesión espacial de los harenes está correlacionada positivamente con la edad de los machos en las tres situaciones.

CONDUCTAS COHESIVAS DE LOS MACHOS Y DE LAS HEMBRAS EN LAS DISTINTAS SITUACIONES Y PERIODOS

Las diferencias encontradas en la cohesión espacial de los distintos harenes nos condujeron a las siguientes cuestiones: a) qué conductas cohesivas utilizan los machos para mantener la integridad del harén, b) cuál es la participación de las hembras en la cohesión espacial, c) cuál es la relación del factor edad de los machos adultos con las conductas cohesivas, y d) relación entre las conductas cohesivas con los índices de proximidad espacial.

a) Conductas cohesivas de los machos en las distintas situaciones y períodos

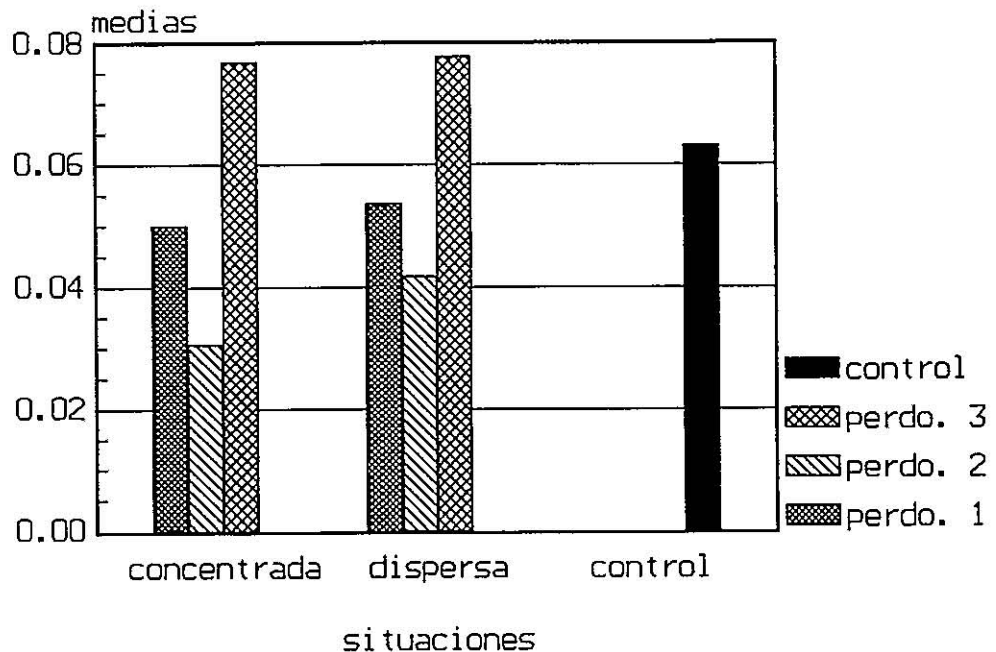
Para responder a la primera pregunta, nos basamos en las conductas descritas en la literatura de hamadriades e híbridos que pudiéramos como conductas cohesivas o controladoras del macho líder para mantener una mayor cohesión espacial. Estas son pastoreo (Kummer, 1968; Kummer *et al.*, 1970; Nagel, 1971), espulgamiento y seguimiento activo (Sugawara, 1982 y 1988).

A continuación analizaremos la influencia de las situaciones y los períodos en los distintos comportamientos cohesivos o controladores de los machos.

Pastoreo

Dado que en la situación concentrada la cohesión de los harenes fue mayor que en la situación dispersa y control, se esperarían variaciones en las frecuencias del pastoreo en las distintas situaciones. Pero las comparaciones de las frecuencias de pastoreo en las distintas situaciones (Figura 12) mediante el ANOVA no indicaron diferencias significativas entre las distintas situaciones ni períodos, así como tampoco en su interacción. Los análisis de la influencia de las situaciones y de los períodos tampoco presentó diferencias significativas analizadas en cada uno de los machos.

Figura 12. Pastoreo en las distintas situaciones (ANOVA $p > .05$) y períodos (ANOVA $p > .05$).



Al considerar los pastoreos sin éxito, tampoco se encontraron significativas (ANOVA) en las distintas situaciones y períodos. También se analizó la variable pastoreos totales que incluía tanto los que se realizaron con

éxito como los que fueron sin éxito, variable que tampoco presentó diferencias significativas en los distintos períodos ni situaciones. Al respecto se creó otra variable que nos indicara la proporción de fracasos (pastoreos sin éxito) en función de todos los pastoreos realizados. La proporción fue calculada en base al número de fracasos divididos por el número total de pastoreos realizados. El fin fue poder comparar dicha proporción en las diferentes situaciones, pensando que las respuestas de las hembras al pastoreo de los machos pudiera variar en función de la distinta distribución del alimento, ya que éste había influido en la cohesión espacial. Para dicha comparación se utilizó la prueba de Friedman debido a la baja muestra ($N=7$) que deseábamos comparar. El resultado de la comparación nos indicó que no existían diferencias significativas entre las tres situaciones al comparar la proporción de fracasos.

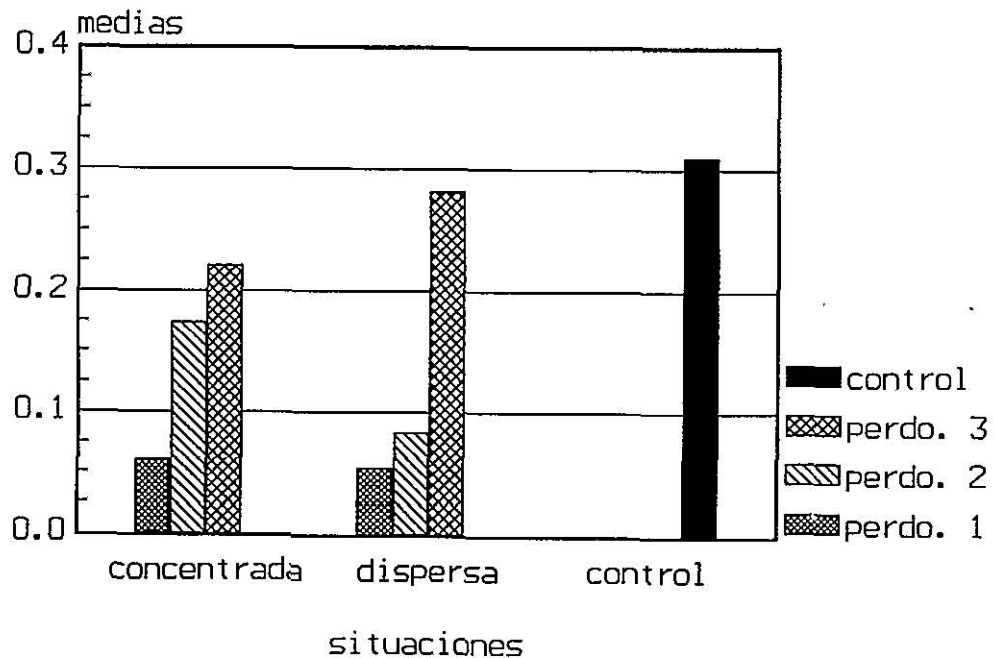
Seguimiento

Las frecuencias del seguimiento activo de los machos tampoco presentaron diferencias significativas al comparar las distintas situaciones y períodos. Pero el análisis en cada uno de los machos nos indicó que en el macho MS, siguió más a sus hembras en la situación control que en las demás situaciones ($\text{ANOVA } F_{2,267}=3.274, p=.038$). En el resto de los machos no se encontraron diferencias en las frecuencias de los seguimientos en las tres situaciones.

Espulgamiento

Al comparar las frecuencias de los espulgamientos actor en las tres situaciones y períodos, fueron significativas las situaciones (ANOVA $F_{2,1942}=15.074$, $p=.000$) y los períodos (ANOVA $F_{2,1364}=15.201$, $p=.000$) pero no su interacción. El análisis *post hoc* nos indicó que los machos espulgaron con mayor frecuencia en la situación control que en la situación experimental (Scheffé control-concentrada $p=.000$; control-dispersa $p=.000$), pero no hubo diferencias significativas en la comparación concentrada-dispersa (Figura 13). Respecto a los tres períodos de la situación experimental, el posterior análisis *post hoc* indicó que las diferencias eran entre el período 1 y el período 3 (Scheffé $p=.000$) por una parte y los períodos 2 y 3 (Scheffé $p=.002$) por la otra, mientras que entre el primero y el segundo no hubo diferencias significativas (Figura 13).

Figura 13. Espulgamiento actor en las distintas situaciones (ANOVA $F_{2,1942}=15.074$, $p=.000$) y períodos (ANOVA $F_{2,1364}=15.201$, $p=.000$).



Los tiempos que los machos espulgaron a las hembras fueron también superiores en la situación control (ANOVA $F_{2,1942}=9.071$, $p=.000$) y en el tercer período de la situación experimental (ANOVA $F_{2,1364}=13.411$, $p=.000$), aunque su interacción no fue significativa.

b) Conductas cohesivas de las hembras en las distintas situaciones y períodos

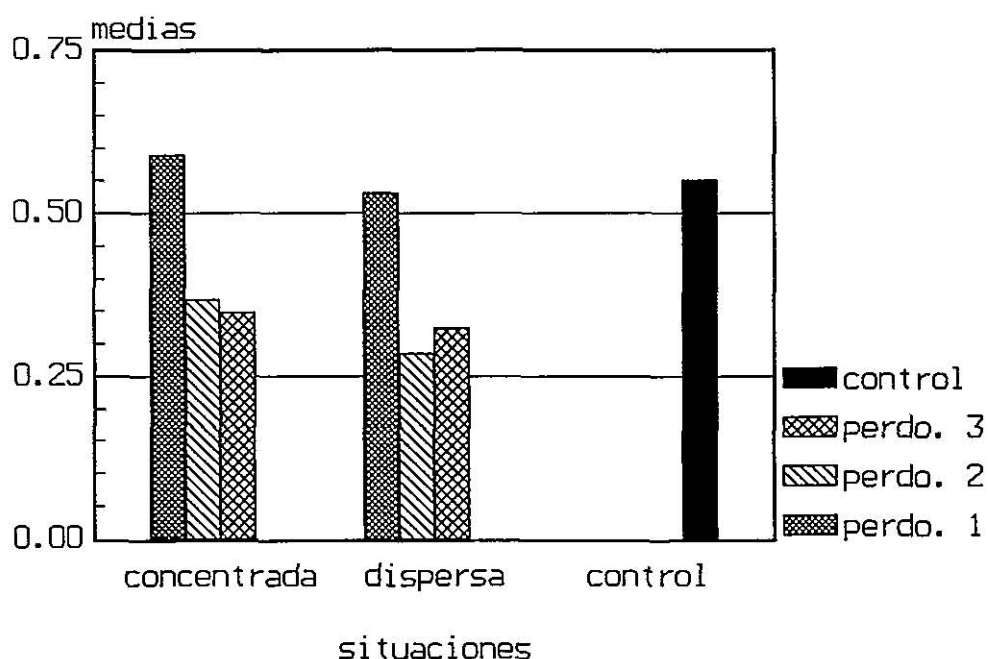
Aunque nuestro principal objetivo fue estudiar las conductas utilizadas por los machos para mantener la cohesión espacial, ésta también puede estar determinada por el comportamiento de las hembras hacia el macho líder. Por ello analizamos las variables seguimiento y espulgamiento (eventos y estados) recibidos por el macho en las distintas situaciones y períodos.

Seguimiento receptor

Las frecuencias del seguimiento recibido por los machos sí presentaron diferencias significativas al comparar las situaciones (ANOVA $F_{2,1942}=6.742$, $p=.001$), presentando la situación control los mayores valores, aunque el posterior test de Scheffé indicó que éstas diferencias sólo eran significativas al comparar las situaciones dispersa-control ($p=.029$) y concentrada-control ($p=.000$), no existiendo diferencias entre la situación concentrada y dispersa (Figura 14). Respecto a los períodos de observación también existían

diferencias significativas en la situación experimental (ANOVA $F_{2,1364}=13.931$, $p=.000$), siendo estas diferencias significativas entre el primero (con valores superiores) y el segundo, y el primero con el tercero. La interacción entre la situación y el período también fue significativa (ANOVA $F_{4,1942}=4.258$, $p=.002$).

Figura 14. Seguimiento receptor en las distintas situaciones (ANOVA $F_{2,1942}=6.742$, $p=.001$) y períodos de la situación experimental (ANOVA $F_{2,1364}=13.931$, $p=.000$).



Espulgamiento receptor

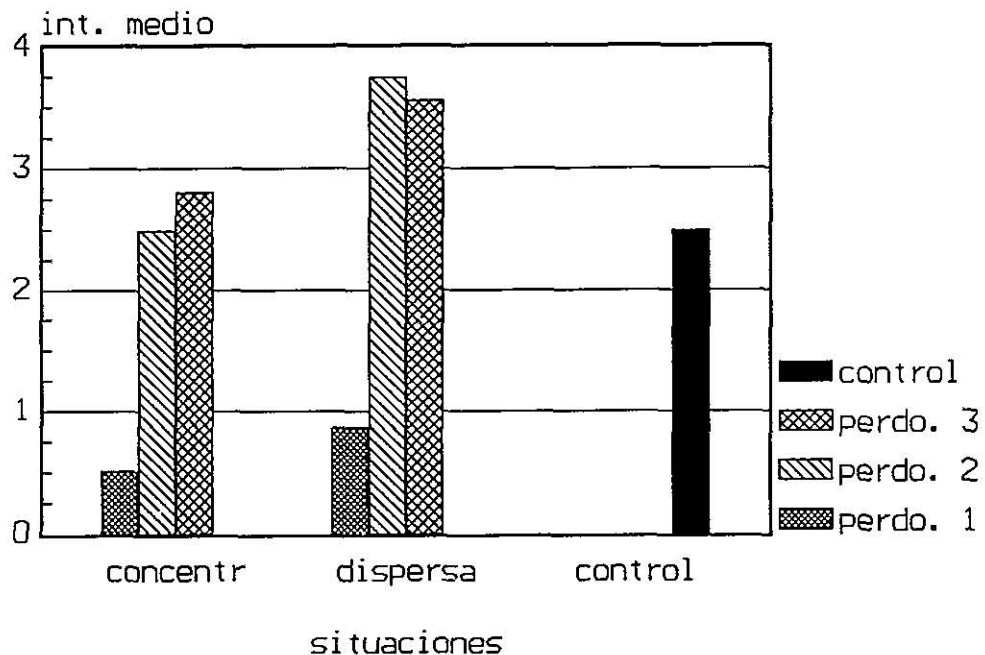
Las frecuencias de espulgamiento recibido por los machos no presentaron diferencias al compararlas en las distintas situaciones pero si en los tres períodos ($F_{2,1364}=20.384$, $p=.000$) y en la interacción situación x período ($F_{4,1942}=6.866$, $p=.000$). Los valores más altos correspondieron a la situación experimental en los períodos 2 y 3,

disminuyendo en la situación control. El posterior análisis mediante la prueba de Scheffé reveló diferencias entre el período 1 y 2 ($p=.000$) y el 1 y 3 ($p=.000$), pero no entre el 2 y 3.

Respecto a los tiempos de espulgamiento receptor se encontraron diferencias en las distintas situaciones (ANOVA $F_{2,1942}=4.248$, $p=.014$), en los distintos períodos ($F_{2,1364}=33.144$, $p=.000$) así como en la interacción situación x período ($F_{4,1942}=5.911$, $p=.000$). El análisis *post hoc* indicó que las únicas diferencias significativas fueron entre la situación concentrada y la dispersa (Scheffé $p=.026$) (esta última presentó los valores más altos), pero no entre ambas situaciones experimentales con la control (figura 14 b). Respecto a los distintos períodos, la duración de los espulgamientos recibidos por los machos fueron superiores en el segundo y tercer período, siendo las diferencias entre el primero y el segundo (Scheffé $p=.000$) y el primero y el tercero (Scheffé $p=.000$) (figura 14 b).

Como puede observarse en la figura 14 b, los tiempos de espulgamientos recibidos por los machos son más frecuentes en el segundo y tercer período, resultado que concuerda con los obtenidos para las frecuencias. También puede observarse que los valores de los tiempos del espulgamiento receptor son significativamente superiores en la situación dispersa y control, mientras que las frecuencias fueron similares en las tres situaciones.

Figura 14b. Tiempos de espulgamiento receptor en las distintas situaciones (ANOVA $F_{2,1942}=4.248$, $p=.014$) y períodos de la situación experimental (ANOVA $F_{2,1364}=33.144$, $p=.000$) medido en intervalos de 15 sg.



c) Relación de la edad de los machos con las conductas cohesivas

Uno de los posibles factores que pudieran tener relación con los comportamientos cohesivos (controladores) podría ser la edad de los machos. Como se indicó anteriormente en el apartado de Relación de la edad de los machos con la cohesión espacial, nuestra hipótesis al respecto, es que la edad puede ser un factor importante, debido a que los líderes más viejos son aquellos que tienen más riesgo de perder hembras y por tanto deberían ejercer un mayor control (comportamientos cohesivos, controladores, etc.) sobre ellas para mantener así la integridad del harén. Pensamos que si anteriormente existía una correlación entre la edad y los índices de

proximidad espacial, también debería existir con las conductas cohesivas.

Para aclarar esta cuestión realizamos test de correlación de rangos de Spearman (Tabla IX) de los comportamientos cohesivos de los machos y de las hembras con la edad de estos.

Tabla IX. Correlaciones de rangos de Spearman entre los comportamientos cohesivos (actor y receptor) con la edad de los machos, indicándose el coeficiente de correlación (r_s) y a continuación el nivel de significación: $*=p<.05$; $**=p<.01$; $***=p<.001$; ns=no significativo. N=1951.

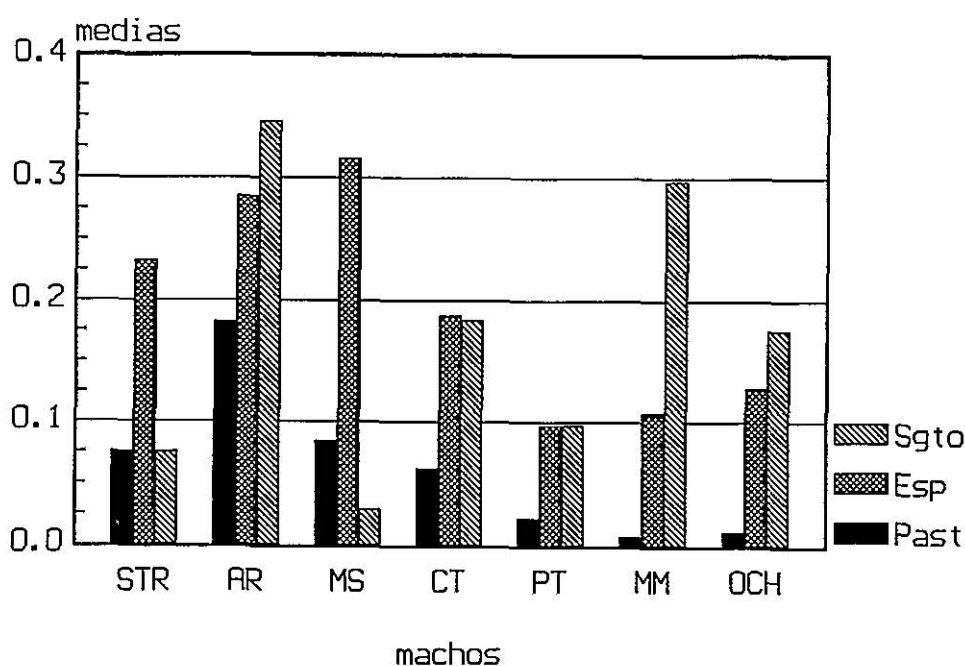
	edad ♂♂
pastoreo	$r_s = .155$ ***
pastoreo sin éxito	$r_s = .088$ ***
proporción de fracasos	$r_s = .088$ ***
seguimiento actor	$r_s = -.027$ ns
seguimiento receptor	$r_s = .134$ ***
espulgamiento actor	$r_s = .156$ ***
tiempo " "	$r_s = .151$ ***
espulgamiento receptor	$r_s = .039$ ns
tiempo " "	$r_s = .040$ ns

Estos resultados indican que el pastoreo, el pastoreo sin éxito, la proporción de fracasos en el pastoreo, el seguimiento receptor, el espulgamiento actor (tanto las frecuencias como los tiempos) están correlacionados positiva

y significativamente con la edad de los machos, mientras que en el seguimiento actor y el espulgamiento receptor, la correlación no es significativa.

Para conocer a nivel descriptivo las conductas cohesivas utilizados por los distintos líderes de harén, describimos los comportamientos pastoreo, espulgamiento y seguimiento activo para los siete machos (Figura 15).

Figura 15. Pastoreo (past), Espulgamiento (esp) y seguimiento activo (sgto) de los machos. Correlación con la edad (N=1951): past ($r_s=.155$, $p=.000$), esp ($r_s=.156$, $p=.000$) y sgto ($r_s=-.027$, $p>.05$).



Al observar en la Figura 15 las frecuencias de cada conducta cohesiva, observamos que AR presenta los valores más altos de pastoreo, mientras que MM, PT y OCH apenas lo realizaron. Respecto a la variable seguimiento activo del

macho, AR volvió a presentar las frecuencias más elevadas y en cuanto al espulgamiento, MS y después AR fueron los machos más activos. Por tanto a AR se le puede considerar el macho que más activamente realiza comportamientos controladores. De los machos que apenas realizan pastoreo se podría esperar que realizaran, como mecanismos compensatorios, más espulgamiento y/o seguimiento a sus hembras, pero esto sólo se cumple para MM que presenta altos valores de seguimiento, mientras que PT y OCH presentaron valores bajos de estos comportamientos.

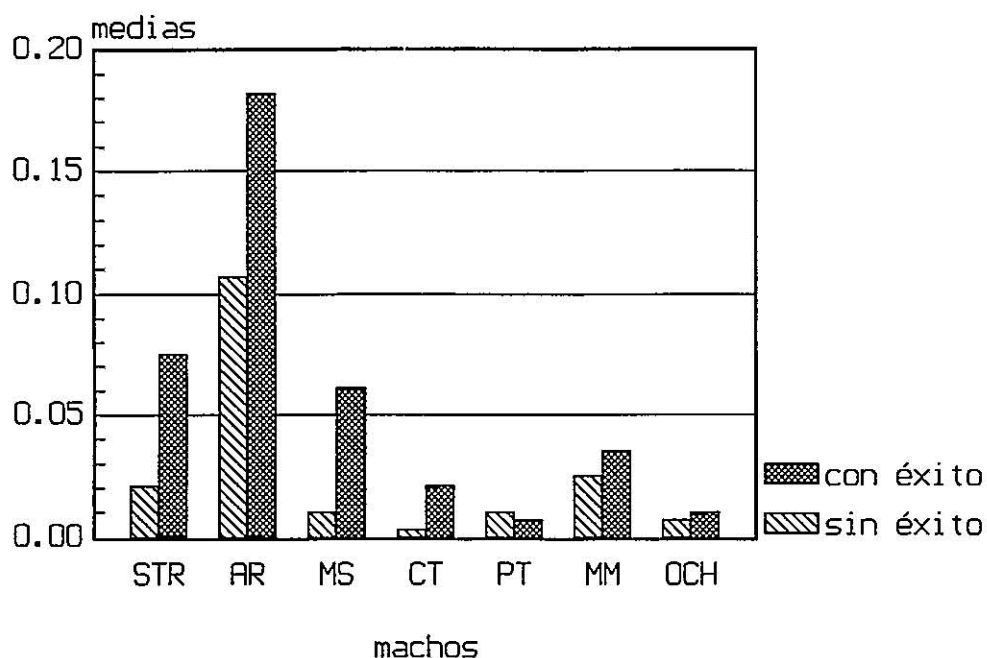
Aunque lógicamente existe una alta correlación (Spearman $r_s=.188$, $p=.000$, $N=1951$) entre el pastoreo con éxito y el sin éxito, pudiera ser interesante comprobar la proporción de fracasos (pastoreos sin éxito) en función del total de pastoreos realizados y su relación con la edad. Dicha proporción está relacionada con la edad de los machos (Spearman $r_s=.088$, $p=.000$, $N=1951$).

A nivel descriptivo, la proporción de fracasos en relación con el total de pastoreos es en STR del 22%, en AR del 37%, en MS del 15%, en CT del 14%, en PT del 60%, en MM del 41% y en OCH del 40%.

Las frecuencias de los pastoreos con y sin éxito que se muestran en la Figura 16, se puede observar que AR y en menor medida STR son los machos que presentan las frecuencias más altas de pastoreo sin éxito, aunque también fueron los que más pastoreo realizaron. Los machos más jóvenes (PT, MM y

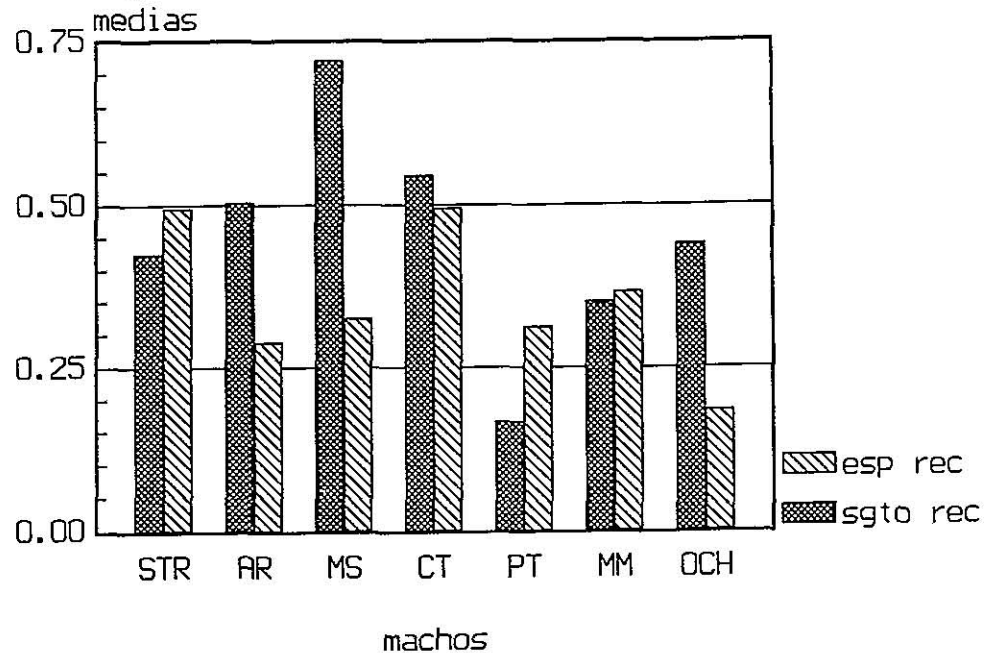
OCH) fueron los que, dentro de realizar pocos pastoreos, tuvieron menor respuesta de las hembras, especialmente PT con una proporción de un 60% de pastoreos sin éxito en función de los pastoreos totales.

Figura 16. Pastoreos con y sin éxito de los machos. Correlación con la edad (Spearman pastoreo sin éxito $r_s=.088$, $p=.000$, $N=1951$; pastoreo con éxito $r_s=.155$, $p=.000$, $N=1951$). La proporción de fracasos en función del total de los pastoreos se reseña en el texto.



Respecto a las frecuencias de espulgamiento y seguimiento recibido por los machos por parte de sus hembras, los resultados obtenidos en los siete machos (Figura 17) fueron:

Figura 17. Seguimiento (sgto rec) y espulgamiento (esp rec) receptor de los machos. Correlación con la edad (N=1951): sgto rec ($r_s=.134$, $p=.000$), esp rec ($r_s=.039$, $p>.05$).



En el seguimiento receptor, las frecuencias más altas las presentaron MS, CT y AR, sorprendiendo los bajos valores de PT. Como aparece en la Tabla IX, el espulgamiento receptor no está correlacionado con la diferente edad de los machos.

d) Relación entre las conductas cohesivas en cada situación con los índices de proximidad espacial

Primeramente debemos saber si estos comportamientos, tanto de los machos como de las hembras, realmente contribuyen a una mayor cohesión espacial de los harenes. Por ello realizamos correlaciones de dichos comportamientos con el índice de proximidad teniendo en cuenta, inicialmente, las tres situaciones conjuntamente. Con un N=1951, los resultados obtenidos mediante la prueba de Spearman fueron positivos y

significativos para los pastoreos ($r_s=.064$, $p=.004$), seguimientos receptor ($r_s=.131$, $p=.000$), frecuencias de espulgamientos actor ($r_s=.094$, $p=.000$) y tiempos de espulgamiento actor ($r_s=.097$, $p=.000$). En cambio los pastoreos sin éxito, los seguimientos actor y los espulgamientos receptor (tanto las frecuencias como los tiempos) no correlacionaron significativamente con la proximidad espacial.

Como los índices de proximidad variaron en las distintas situaciones estudiadas, se hicieron correlaciones de Spearman de las conductas cohesivas que anteriormente fueron significativas, en cada una de las situaciones. De esta forma se podía analizar si dichos comportamientos tuvieron distinta influencia en las distintas situaciones. Los resultados obtenidos se expresan en la Tabla (X).

Tabla X. Correlaciones de rangos de Spearman (r_s) entre el pastoreo, seguimiento receptor (sgto rec), espulgamiento actor (esp act) y tiempos de espulgamiento actor (T esp ac) con los índices de proximidad en las situaciones concentrada (i proxi C), dispersa (i proxi D) y control (i proxi CTL) con un N= 867, 503 y 581 respectivamente. $*$ = $p<.05$; $**$ = $p<.01$; $***$ = $p<.001$; ns=no significativo.

	i proxi C	i proxi D	i proxi CTL
pastoreo	$r_s=.04$ ns	$r_s=.00$ ns	$r_s=.11$ **
sgto rec	$r_s=.07$ *	$r_s=.19$ ***	$r_s=.15$ ***
esp act	$r_s=.08$ *	$r_s=.07$ ns	$r_s=.16$ ***
T esp ac	$r_s=.07$ *	$r_s=.08$ ns	$r_s=.15$ ***

Comparando la situación concentrada con la dispersa, los resultados obtenidos mediante estas correlaciones apuntan a que el pastoreo no contribuyó en las situaciones concentrada y dispersa a la cohesión espacial. En la situación concentrada existe una débil correlación significativa (Spearman $r_s=.078$, $p=.020$, $N=867$) y positiva del índice de proximidad intraharén con el seguimiento receptor y el espulgamiento actor (frecuencias: $r_s=.081$, $p=.016$, $N=867$ y tiempos: $r_s=.078$, $p=.020$, $N=867$). En cambio, en la situación dispersa, el seguimiento receptor parece ser el único comportamiento que parece correlacionar significativamente en la cohesión espacial (Spearman $r_s=.19$, $p=.000$, $N=503$).

Si comparamos estos resultados de la situación experimental con los de la situación control, se observa que las principales diferencias se encuentran en los comportamientos de pastoreo y espulgamiento activo, tanto en las frecuencias como en los tiempos de duración. El pastoreo en la situación control correlacionó positiva y significativamente (Spearman $r_s=.118$, $p=.004$, $N=581$) con el índice de proximidad, pero no en ninguna de las situaciones experimentales. Similar sería el caso de las frecuencias y tiempos de espulgamiento activo, que en la situación control correlacionaban significativamente (Spearman frecuencias: $r_s=.163$, $p=.000$, $N=581$), en la situación concentrada sólo débilmente (Spearman frecuencias: $r_s=.081$, $p=.016$, $N=867$; tiempos: $r_s=.078$, $p=.020$, $N=867$) y en la dispersa dicha correlación no fue significativa.

Resumen

1) Las conductas cohesivas utilizadas por los machos no presentaron diferencias significativas al comparar las tres situaciones, con excepción del espulgamiento actor (tanto las frecuencias como los tiempos) cuyos valores fueron significativamente superiores en la situación control.

2) Respecto a las conductas cohesivas de las hembras, el seguimiento receptor y el tiempo de espulgamiento receptor fueron significativamente diferentes en las tres situaciones. En el primero, las frecuencias fueron mayores en la situación control que en las situaciones experimentales, entre las que no hubo diferencias significativas. El tiempo de espulgamiento receptor presentó los mayores tiempos de duración en las situaciones control y dispersa (entre las que no hubo diferencias), aunque sí existieron diferencias entre la situación concentrada y dispersa (Scheffé $p=.026$)

3) Tanto el pastoreo como el espulgamiento (frecuencias y tiempos) y el seguimiento receptor de los machos correlacionaron positivamente con la edad, mientras que el seguimiento actor y el espulgamiento receptor (frecuencias y tiempos) no correlacionaron.

4) En la situación control, el pastoreo, el espulgamiento activo (frecuencias y tiempos) y el seguimiento receptor correlacionaron positivamente con los índices de proximidad

espacial. En la situación concentrada, con excepción del pastoreo, los mismos comportamientos correlacionaron sólo débilmente. En la situación dispersa, ninguno de estos comportamientos correlacionó con la cohesión espacial, excepto el seguimiento receptor, único comportamiento que ha correlacionado en las tres situaciones con la cohesión espacial de los harenes. El seguimiento activo de los machos y el espulgamiento receptor (tanto las frecuencias como los tiempos) no parecen tener ningún efecto en dicha cohesión.

CONDUCTAS AGONISTICAS DE LOS MACHOS EN LAS DISTINTAS SITUACIONES Y PERIODOS

Los comportamientos agonísticos que tratamos fueron las agresiones con contacto, las agresiones sin contacto, tensión, los desplazamientos y los saludos.

Respecto a la predicción de qué situación experimental producirá mayores niveles de conductas agresivas, el modelo de van Schaik (1989) predice que en las hembras éstas serán más frecuentes en la situación concentrada que en la situación dispersa debido a que en la primera situación, la competición por el alimento será de tipo directo mientras que en la segunda, la competición será de tipo indirecto. Pero aunque no existe ningún modelo que se refiera a los tipos de competición en los machos en función de la distinta

distribución del alimento, nuestras hipótesis apuntan a que las frecuencias de comportamientos agresivos serán superiores en la situación concentrada que en la dispersa, dado que el comportamiento de las hembras debería influir en el de los líderes de harén.

Respecto a los tres períodos de la situación experimental, el primero esperamos que presente las mayores frecuencias agresivas debido a que el suministro del alimento, independientemente de su forma de distribución, origine en los machos (debido posiblemente a la competición intragrupal de las hembras y su intento de obtener alimento) mayores frecuencias de conductas agresivas.

Agresiones con contacto

Esta categoría es la más severa de las agresiones, encontrándose diferencias significativas al comparar las distintas situaciones (ANOVA $F_{2,1942}=3.379$, $p=.033$) cuando los machos eran actores, pero no cuando eran receptores de las agresiones. Las frecuencias más altas de las agresiones realizadas por los machos correspondieron a las situaciones control y dispersa, no encontrándose diferencias significativas entre ellas (Scheffé $p>.05$), pero sí entre las situaciones concentrada y control (Scheffé $p=.040$). También fue significativa la interacción situación x período (ANOVA $F_{2,1364}=5.497$, $p=.004$), aunque los tres períodos no fueron

significativamente diferentes, tanto en los comportamientos en los que los machos fueron actores como en los que fueron receptores de las agresiones con contacto. Teniendo en cuenta únicamente el primer período de la situación experimental, existieron mayores frecuencias de agresiones con contacto en la situación dispersa que en la situación concentrada ($F_{1,466}=11.224$, $p=.001$), pero no hubo diferencias significativas entre ambas situaciones en el período 2 y 3 (Figura 18).

Sí fue significativa la correlación entre la edad y las agresiones con contacto actor ($r_s=.063$, $p=.005$, $N=1951$) como puede observarse en la Figura 19. Las peleas entre machos fueron raras, pero los receptores de la agresiones con contacto fueron principalmente las hembras del propio harén, destacando los altos niveles de MS, que de 32 agresiones con contacto, el 89,6 % fueron a sus propias hembras.

Figura 18. Agresiones con contacto actor en las distintas situaciones (ANOVA $F_{2,1942}=3.379$, $p=.033$) y en los tres períodos de la situación experimental (ANOVA $p>.05$). En período 1, las agresiones fueron superiores en la situación dispersa (ANOVA $F_{1,466}=11.224$, $p=.001$).

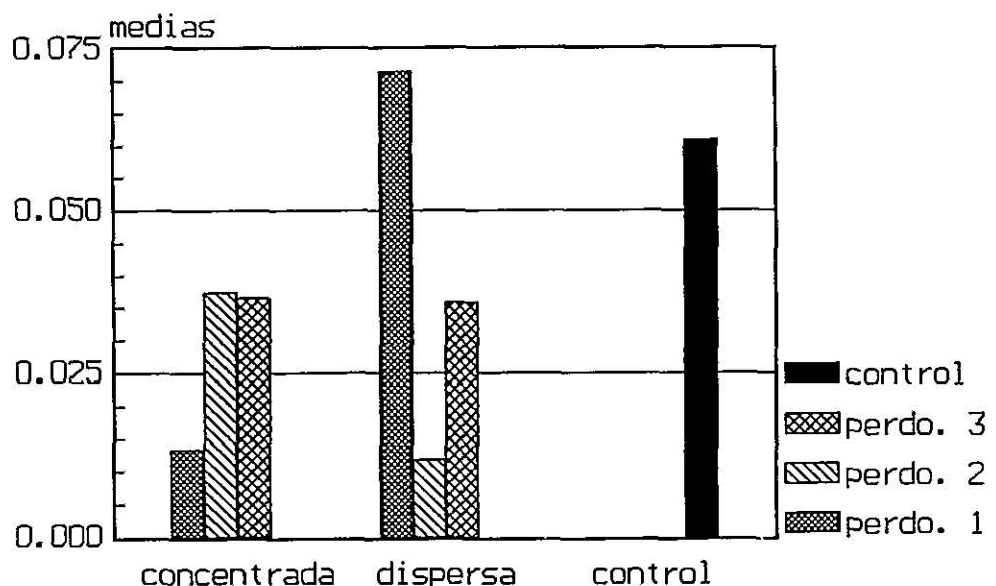
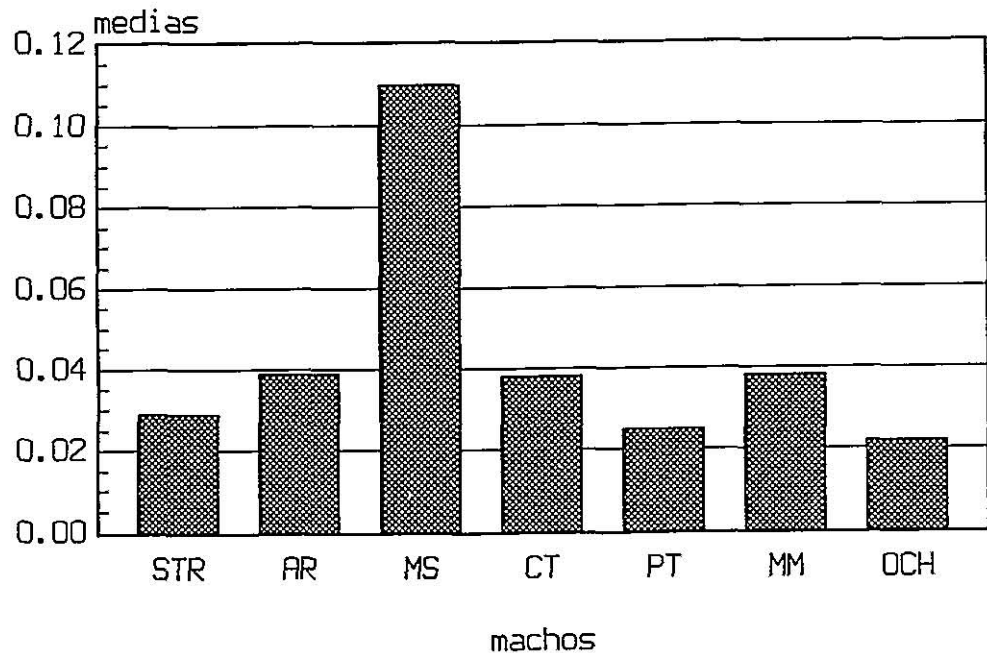


Figura 19. Agresiones con contacto de los machos. Correlación con la edad (Spearman $r_s=.063$, $p=.005$, $N=1951$).



Agresiones sin contacto

Los resultados obtenidos para las frecuencias de las agresiones sin contacto indicaron que no existían diferencias entre las distintas situaciones, tanto considerando actores como receptores, pero sí al comparar los distintos períodos para ambos papeles (ANOVA actor: $F_{2,1364}=10.510$, $p=.000$; receptor: $F_{2,1364}=6.828$, $p=.001$). El posterior test de Scheffé indicó que en ambos casos las frecuencias de las agresiones sin contacto fueron superiores en el primer período, siendo las diferencias entre el primer y segundo período (Scheffé agresiones actor $p=.000$; agresiones receptor $p=.004$) y el primero y el tercero ($p=.000$ y $p=.005$ respectivamente) (Figuras 20 y 21). Como en el caso anterior, en el primer período fueron las agresiones sin contacto actor más

frecuentes en la situación dispersa que en la concentrada (ANOVA $F_{1,466}=4.449$, $p=.033$), en cambio en los períodos 2 y 3 no hubo diferencias entre ambas situaciones (Figura 21).

En las frecuencias de las agresiones receptor no se encontraron diferencias entre la situación concentrada y dispersa en el primer período.

La edad de los machos no correlacionó significativamente con las agresiones sin contacto.

Figura 20. Agresiones sin contacto actor y receptor en los tres períodos de la situación experimental (actor: ANOVA $F_{2,1364}=10.510$, $p=.000$; receptor: $F_{2,1364}=6.828$, $p=.001$).

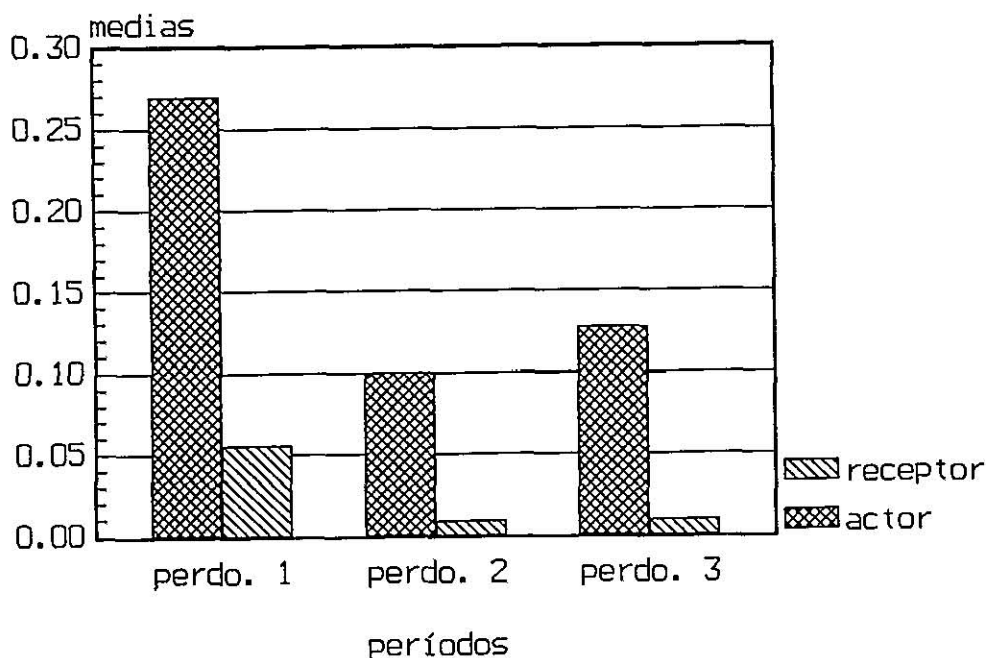
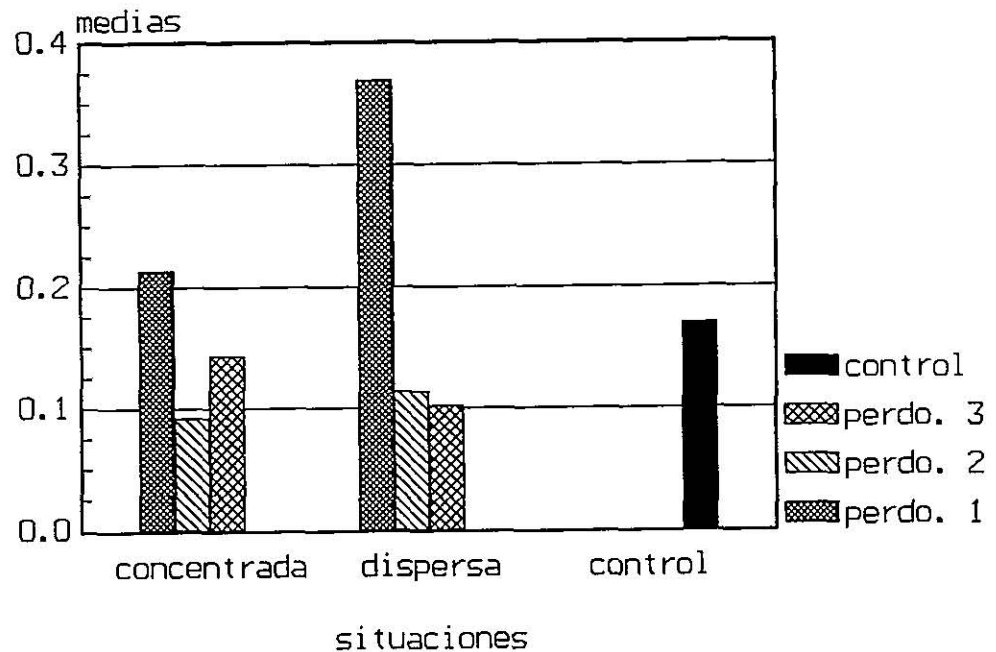


Figura 21. Agresiones sin contacto actor en los tres períodos de la situación experimental (ANOVA $F_{2,1363}=10.510$, $p=.000$). En el período 1, las agresiones fueron superiores en la situación dispersa (ANOVA $F_{1,466}=4.449$, $p=.033$).



Tensión

Esta variable se la puede considerar agrupadora de comportamientos agonísticos, pero en este caso nos informó de los tiempos en los que el macho focal estaba implicado en algún comportamiento agresivo.

La duración de los comportamientos de tensión en las distintas situaciones no presentaron diferencias significativas, pero sí en los distintos períodos de la situación experimental (ANOVA $F_{2,1364}=13.256$, $p=.000$) y la interacción situación x período ($F_{2,1364}=4.161$, $p=.015$). El análisis *post hoc* nos indicó que los valores más altos fueron

en el primer período, siendo las diferencias significativas entre el primer y segundo período (Scheffé $p=.000$) y entre el primero y el tercero (Scheffé $p=.009$). Comparando la duración de la tensión en ambas situaciones experimentales pero sólo en el primer período, ésta fue superior en la situación dispersa (ANOVA $F_{1,466}=6.270$, $p=.012$), mientras que en los períodos 2 y 3 no hubo diferencias significativas (Figura 22).

Como se puede observar en la Figura 23, los tiempos de tensión en los machos (excepto en AR y MS) fueron superiores en el primer período de la situación experimental. En este caso si había una débil correlación con la edad de los machos (Spearman $r_s=.052$, $p=.020$, $N=1951$).

Figura 22. Tensión en los tres períodos de la situación experimental (ANOVA $F_{2,1364}=13.256$, $p=.000$), medido en intervalos de 15 sg. En período 1, la tensión fue superior en la situación dispersa (ANOVA $F_{1,466}=6.270$, $p=.012$).

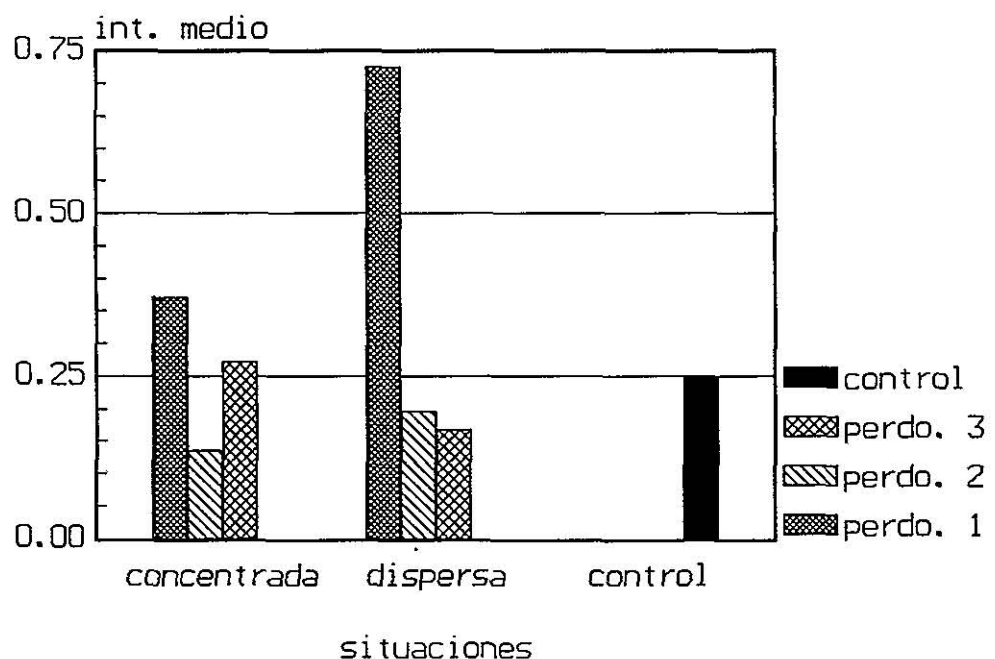
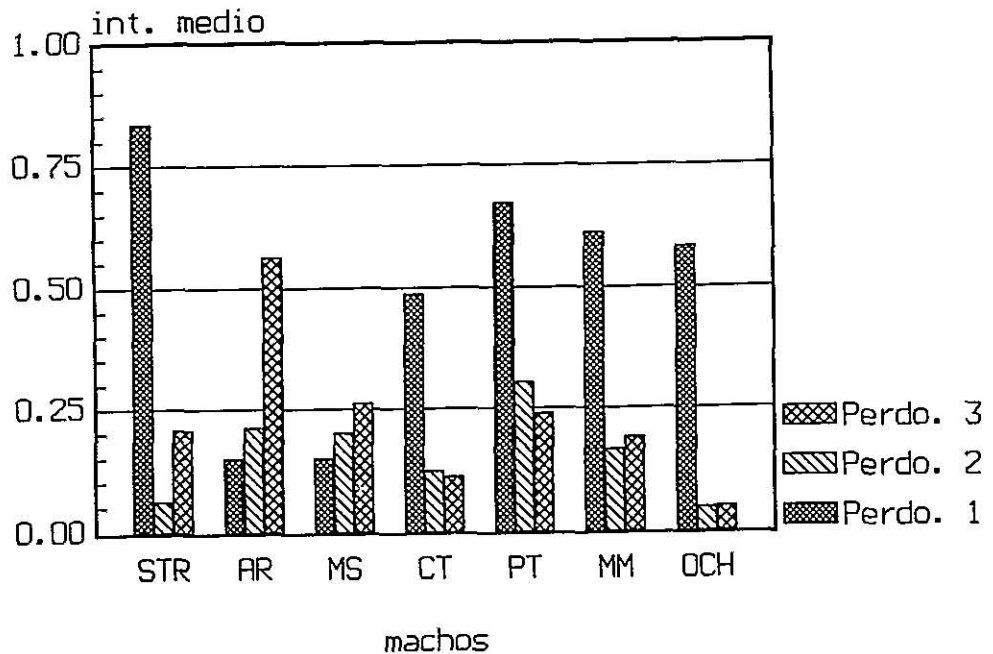


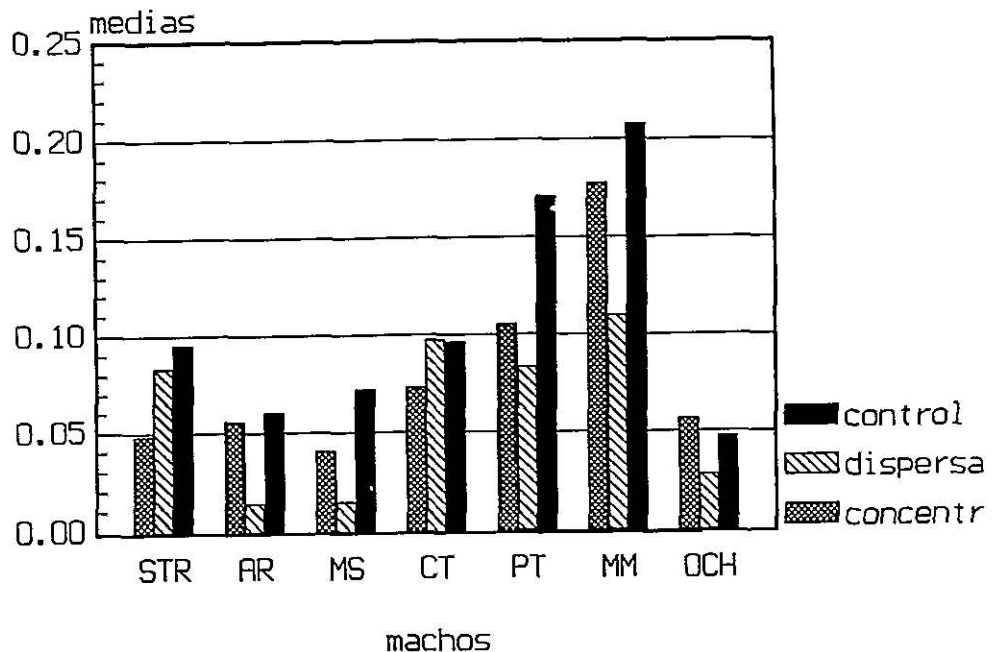
Figura 23. Tensión de los machos en los tres períodos de la situación experimental (ANOVA $F_{2,1364}=13.256$, $p=.000$), medido en intervalos de 15 sg. Correlación con la edad (Spearman $r_s=.052$, $p=.020$, $N=1951$).



Desplazamientos

Las diferencias en las frecuencias de los desplazamientos realizados por los machos a otros individuos de la colonia no fueron significativas al comparar las distintas situaciones (ANOVA $p>.05$) ni en los distintos períodos (ANOVA $p>.05$). La correlación de los desplazamientos con la edad de los machos (Spearman $r_s=-.073$, $p=.001$, $N=1951$) nos indicó que los líderes más jóvenes eran los que más desplazamientos realizaban (Figura 24). Por otro lado, las frecuencias de los desplazamientos recibidos por los machos no presentaron diferencias en los distintos períodos y situaciones, ni correlación con la edad.

Figura 24. Desplazamientos realizados por los machos en las tres situaciones (ANOVA $p > .05$). Correlación con la edad (Spearman $r_s = -.073$, $p = .001$, $N = 1951$).



Debido al interés que podría tener el conocer qué individuos fueron los actores/receptores de los desplazamientos, se realizó la siguiente tabla (Tabla XI):

Tabla XI. Número de desplazamientos actor/receptor de los machos adultos indicando las distintas clases de edad/sexo: machos subadultos (δ sub), hembras propias (φ p), hembras "ajenas" (φ a) y juveniles (juv).

R E C E P T O R E S						
A C T O R E S		δ adultos	δ sub	φ p	φ a	juv
	STR	MS(2), AR(2), OCH(1)	5	4	0	5
	AR	PT(1), OCH(2)	3	1	3	3
	MS	PT(1), OCH(1)	1	4	0	3
	CT	AR(2), MS(3), MM(1), OCH(4)	5	6	2	3
	PT	-----	3	21	4	7
	MM	AR(1), CT(1), OCH(2)	22	5	2	14
	OCH	MS(1), CT(1), PT(1), MM(1)	1	3	0	3

Puede observarse a partir de estos resultados que los líderes jóvenes en general son los machos que más desplazamientos realizan y que los receptores de éstos son principalmente los machos subadultos, las hembras del harén y los juveniles. En este sentido destacaron PT, que desplazó frecuentemente a sus hembras (o éstas lo evitaron), aunque el nunca desplazó a otro macho adulto y MM que desplazó frecuentemente a machos subadultos y juveniles.

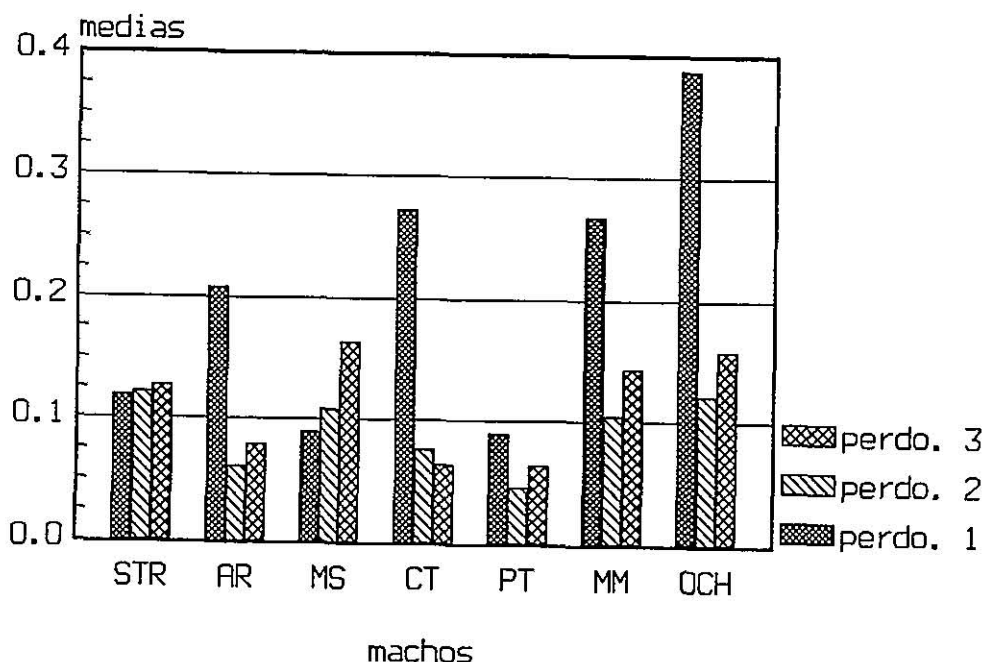
Comportamientos de saludo

Los comportamientos de saludo son utilizados por los individuos para mantener y estrechar las relaciones sociales, reducir la tensión, contrarrestar las agresiones (véase pág 69). Por tanto cabría esperar mayores frecuencias de comportamientos de saludo en las situaciones o períodos que tuvieran las mayores frecuencias de comportamientos agresivos. Los resultados anteriores en la sección de Conductas agonísticas (véase por ejemplo el resumen) nos indicaron que los mayores valores se presentaron en el primer período de la situación dispersa. Por tanto, sería lógico esperar que en éste período y situación las frecuencias de los comportamientos de saludo sean superiores y, de esa forma, contrarrestar la tensión generada.

Las frecuencias de los comportamientos de saludo no difirieron en las distintas situaciones, pero sí en los

distintos períodos (ANOVA $F_{2,1364}=11.579$, $p=.000$) de la situación experimental. Los valores del primer período fueron significativamente superiores respecto al segundo y al tercero (Scheffé $p=.000$ y $p=.002$ respectivamente). Dado que las frecuencias de las agresiones fueron superiores en el primer período de la situación dispersa, realizamos la misma comparación (concentrada-dispersa) en el período 1, resultando no significativa. Por el contrario sí fue significativa la correlación (Spearman $r_s=-.059$, $p=.008$, $N=1951$) entre los saludos y la edad de los machos, resultado que apunta a que los machos más jóvenes son los que más saludan (Figura 25).

Figura 25. Saludos de los machos en los tres períodos de la situación experimental (ANOVA $F_{2,1364}=11.579$, $p=.000$). Correlación con la edad (Spearman $r_s=-.059$, $p=.008$, $N=1951$).



Resumen

Los resultados obtenidos al comparar los comportamientos agonísticos en las distintas situaciones contradijeron nuestras hipótesis ya que preveíamos mayores frecuencias de las conductas agonísticas en la situación concentrada respecto de la situación dispersa. A continuación se detallan los resultados obtenidos.

1) Las frecuencias de las conductas agresivas fueron similares en las situaciones control, concentrada y dispersa, aunque como excepción, las frecuencias de las agresiones con contacto fueron menores en la situación concentrada respecto a la situación control.

2) Ninguna conducta agonística de las analizadas varió significativamente al comparar la situación concentrada con la dispersa en todos los períodos de la observación, pero si tenemos en cuenta únicamente el primer período, las frecuencias de las agresiones con contacto, sin contacto y la duración de la tensión fueron superiores en la situación dispersa.

3) El suministro del alimento (datos del período 1), sin importar su forma de distribución, creó en los machos una situación de tensión, ya que en el primer período las frecuencias de las agresiones sin contacto (actor y receptor), los comportamientos de tensión y los saludos

fueron significativamente superiores respecto al resto de los períodos.

4) La edad de los machos correlacionó positivamente con las agresiones con contacto y con la tensión, en cambio, las agresiones sin contacto no correlacionaron con la edad de los machos.

PATRONES DE ACTIVIDAD

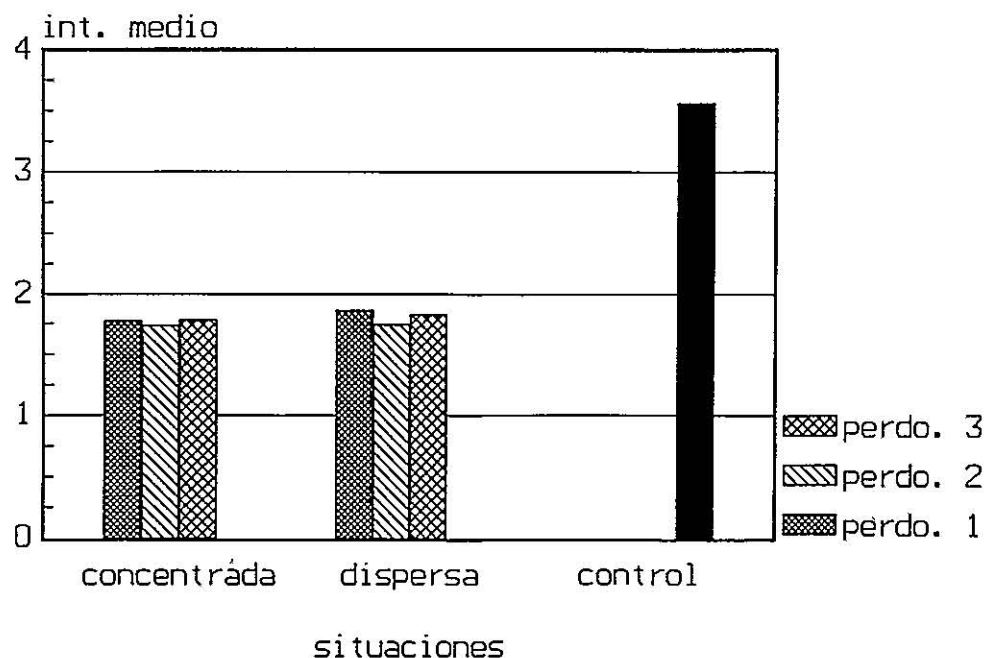
Locomoción

Los tiempos dedicados a la locomoción en los individuos requiere un gasto energético que teóricamente debe conllevar algún beneficio. Nuestra hipótesis al respecto es que en la situación de alimento disperso los machos dedicarán más tiempo a la locomoción que en la situación de alimento concentrado ya que la propia dispersión de la comida les obligaría a recorrer más espacio para su obtención. Por otro lado, la dispersión de las hembras de un harén requeriría más locomoción del macho para su control. En cambio, la inactividad supondría un ahorro del gasto energético, esperándose que tuviera mayores frecuencias en la situación control debido a la ausencia de alimento.

Los resultados obtenidos en los tiempos de locomoción

indicaron que existían diferencias en cuanto a las distintas situaciones (ANOVA $F_{2,1942}=69.623$, $p=.000$), pero no en los distintos períodos (ANOVA $p>.05$) ni en la interacción situación x período (ANOVA $p>.05$). El posterior análisis indicó que las diferencias fueron entre la situación control, que presentaba los valores más altos, y ambas situaciones experimentales (Scheffé $p=.000$ en ambos casos). Por tanto no se encontraron diferencias entre los tiempos dedicados a la locomoción en la situación concentrada y la dispersa (Figura 26). La correlación entre la locomoción y la edad de los machos nos indicó que los machos más jóvenes dedicaban más tiempo a moverse (Spearman $r_s=-.064$, $p=.004$, $N=1951$).

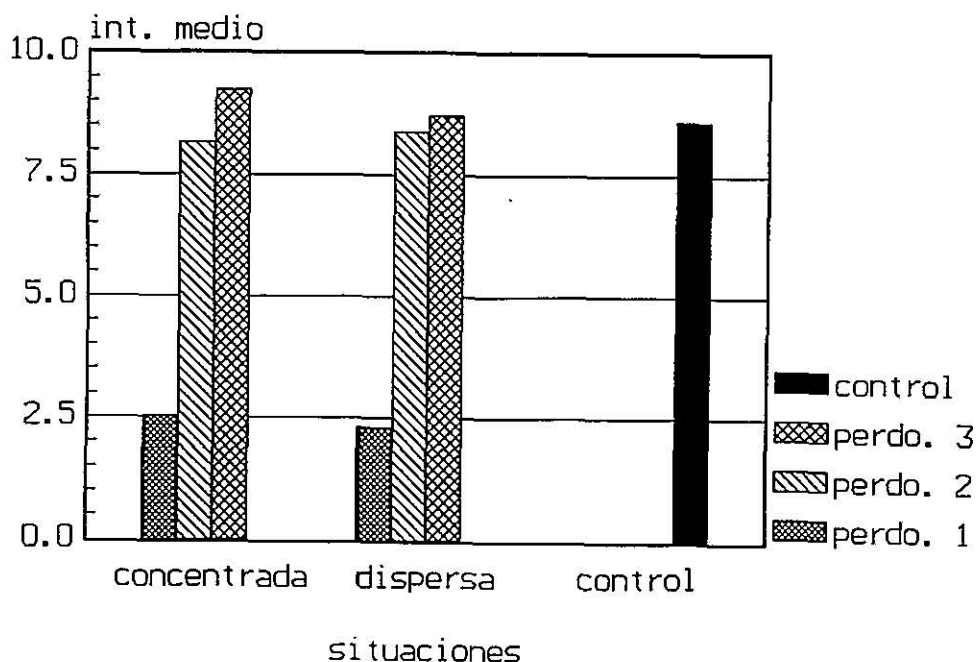
Figura 26. Tiempos de locomoción de los machos en las tres situaciones (ANOVA $F_{2,1942}=69.623$, $p=.000$) y en los tres períodos de la situación experimental (ANOVA $p>.05$), medido en intervalos de 15 sg.



Inactividad

Respecto al tiempo que los machos estuvieron inactivos, los resultados indicaron que las situaciones (ANOVA $F_{2,1942}=18.081$, $p=.000$) y la interacción situación x período (ANOVA $F_{4,1942}=25.864$, $p=.000$) fueron significativamente diferentes. De nuevo los tiempos de inactividad fueron significativamente (Scheffé $p=.000$ en ambos casos) superiores en la situación control respecto a las situaciones concentrada y dispersa, entre las que no hubo diferencias. En la situación experimental hubo diferencias entre los tres períodos (ANOVA $F_{2,1364}=126.820$, $p=.000$), siendo los tiempos de inactividad significativamente (Scheffé $p=.000$ en ambos casos) superiores en el segundo y tercer período, respecto al primero.

Figura 27. Tiempos de inactividad de los machos en las distintas situaciones (ANOVA $F_{2,1942}=18.081$, $p=.000$) y en los tres períodos de la situación experimental (ANOVA $F_{2,1364}=126.820$, $p=.000$), medido en intervalos de 15 sg.



Como se puede observar en la Figura 27, los valores de los períodos 2 y 3 son similares (Scheffé $p > .05$ en ambas comparaciones) a los obtenidos en la situación control. Los bajos tiempos de inactividad obtenidos en el primer período fue un resultado lógico, ya que con el suministro del alimento, los animales invertirían más tiempo a la alimentación que a descansar. Por otro lado, no se encontró correlación entre la inactividad y la edad de los machos.

Resumen

1) Los tiempos dedicados a la locomoción y a la inactividad fueron superiores en la situación control que en la situación experimental. No hubo diferencias entre la situación concentrada y la dispersa.

2) Mientras que en la situación experimental no hubo diferencias en los tiempos de locomoción en los tres períodos, los tiempos de inactividad fueron significativamente inferiores en el primero de ellos. La inactividad fue similar en los períodos segundo y tercero de la situación experimental que en la situación control.

4) La correlación de la edad de los machos con la locomoción fue negativa, mientras que la inactividad no correlacionó con la edad.

CONDUCTAS DE ALIMENTACION

Como mencionábamos anteriormente, la distinta distribución de la comida en la situación concentrada y dispersa debía condicionar la estrategia de los machos para cubrir sus necesidades alimenticias. La principal diferencia entre ambas situaciones consiste en el distinto acceso que tienen los individuos a los recursos alimenticios: en la situación concentrada tendría que establecerse un orden de entrada debido a las reducidas dimensiones del cuarto interior, mientras que en la situación dispersa el alimento estaría teóricamente accesible a todos los animales. En éste sentido nos interesaba conocer cuál sería el orden de entrada entre los machos al cuarto interior y en estudiar las posibles estrategias de los líderes de harén para obtener el alimento.

Nuestras hipótesis al respecto fueron las siguientes:

- 1) Las estrategias de los machos serán distintas en la situación concentrada y en la dispersa debido a la distinta accesibilidad al alimento.
- 2) Los machos de más edad tendrían mejor acceso a los recursos alimenticios concentrados.
- 3) Nosotros pensamos que en los machos líderes de harén, ante los recursos alimenticios se presentaría un teórico conflicto entre comer y mantener el control del harén. Así, dependiendo

del grado de control del harén, los machos líderes deberán repartir su tiempo de alimentación en relación con ese control de la cohesión. Por tanto, si los machos de más edad fueron más controladores (véase resumen de la sección de Conductas cohesivas de la situación experimental) deberían ser los que tuvieran menores tiempos de comida, los intervalos de alimentación más cortos y más frecuentes.

Para el estudio de estas hipótesis se utilizaron numerosas variables que nos permitieran conocer las posibles estrategias de los machos en función de la distinta distribución del alimento, como los tiempos de alimentación, número y duración de los intervalos alimenticios, acceso a los recursos alimenticios, interferencias por el alimento, obtención de comida por parte de los visitantes y la utilización de distintas zonas del recinto para la alimentación.

Tiempos de alimentación

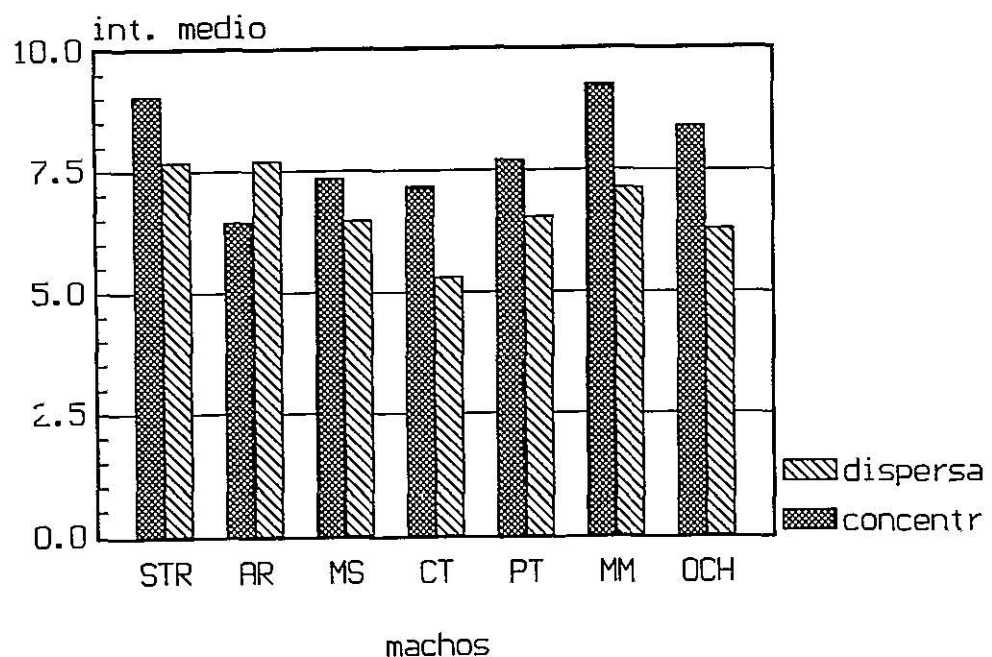
En ambas situaciones experimentales se registraron los tiempos totales de alimentación (a). En la situación concentrada constaron de los registrados en el cuarto interior (b) y los registrados en el recinto exterior (c), mientras que en la situación dispersa sólo se tuvieron en cuenta éstos últimos, ya que en esta situación no existía alimento en el cuarto interior. También se analizaron los

tiempos de alimentación en las distintas zonas del recinto exterior (d) y el número y duración de los intervalos de alimentación (e).

a) Tiempos de alimentación totales

Los tiempos de alimentación totales fueron mayores en la situación concentrada que en la dispersa (ANOVA $F_{1,1364}=7.527$, $p=.006$) (Figura 28) y también difirieron en los distintos períodos (ANOVA $F_{2,1364}=296.270$, $p=.000$), pero no fue significativa la interacción situación x período. Los superiores valores del primer período nos indicaron que a medida que iba transcurriendo la sesión de observación, los tiempos de alimentación iban disminuyendo, encontrándose entre los tres períodos diferencias significativas (Scheffé $p<.007$ entre los tres).

Figura 28. Tiempos de alimentación totales de los machos en la situación experimental, medido en intervalos de 15 sg. (ANOVA $F_{1,1364}=7.527$, $p=.006$). Correlación con la edad en la situación concentrada: (Spearman $r_s=-.07$, $p=.021$, $N=867$; dispersa: $p>.05$).



La correlación entre los tiempos de alimentación en la situación concentrada y la edad de los machos nos indicó que los machos de mayor edad tenían tiempos menores de alimentación (Spearman $r_s = -.07$, $p = .021$, $N = 867$). En cambio en la situación dispersa la correlación no fue significativa (Spearman $r_s = .006$, $p > .05$, $N = 503$).

b) Tiempos de alimentación en el cuarto interior

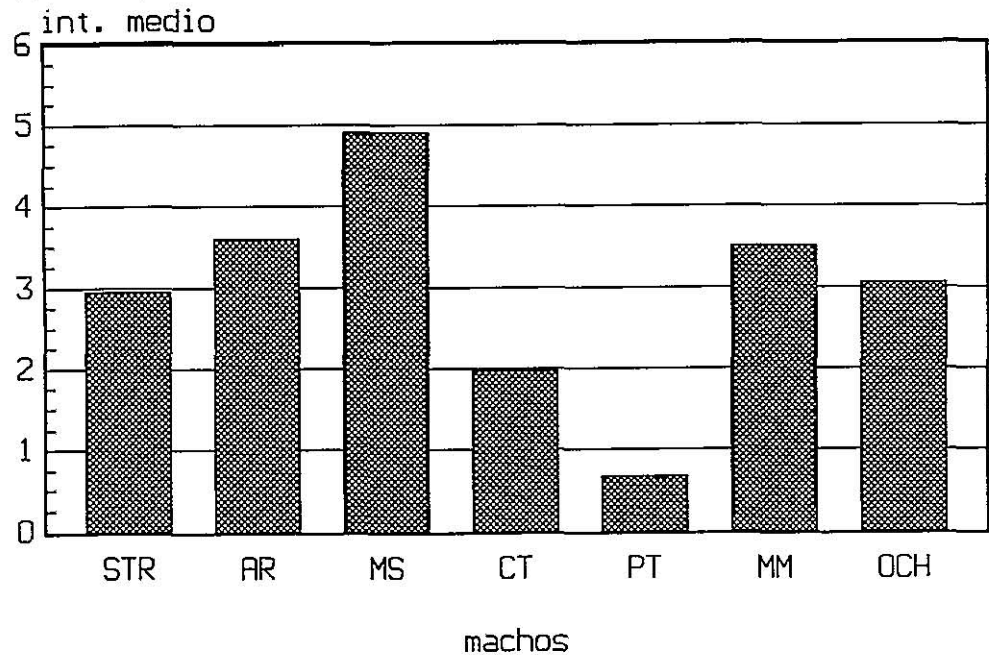
Para el registro de los tiempos de alimentación en el cuarto interior se utilizó material audiovisual (véase Filmación en el cuarto interior). De esta forma se intentó obtener registros de los comportamientos que realizaban los machos en el cuarto interior, fuera del campo visual del observador.

Los resultados obtenidos permiten afirmar que los machos principalmente emplean su tiempo en comer en este lugar. Los datos fueron transformados en tantos por ciento para facilitar su comprensión: tiempo de alimentación 94,7 %, otras actividades 5,3 % (locomoción 3,25 %, inactividad 1,13 %, afiliativas 0,17 % y agonísticas 0,69 %). Si se tiene en cuenta únicamente el primer período, el tiempo de alimentación fue del 95,4 %.

Se encontró correlación entre la edad de los machos y los tiempos de alimentación en el cuarto interior (Spearman $r_s = .092$, $p = .000$, $N = 1610$) (Figura 29), lo que puede

interpretarse como una posible monopolización de los recursos alimenticios en la situación concentrada relacionado con la edad.

Figura 29. Tiempos de alimentación de cada macho en el cuarto interior, medido en intervalos de 15 sg. Correlación con la edad (Spearman $r_s=.092$, $p=.000$, $N=1610$).

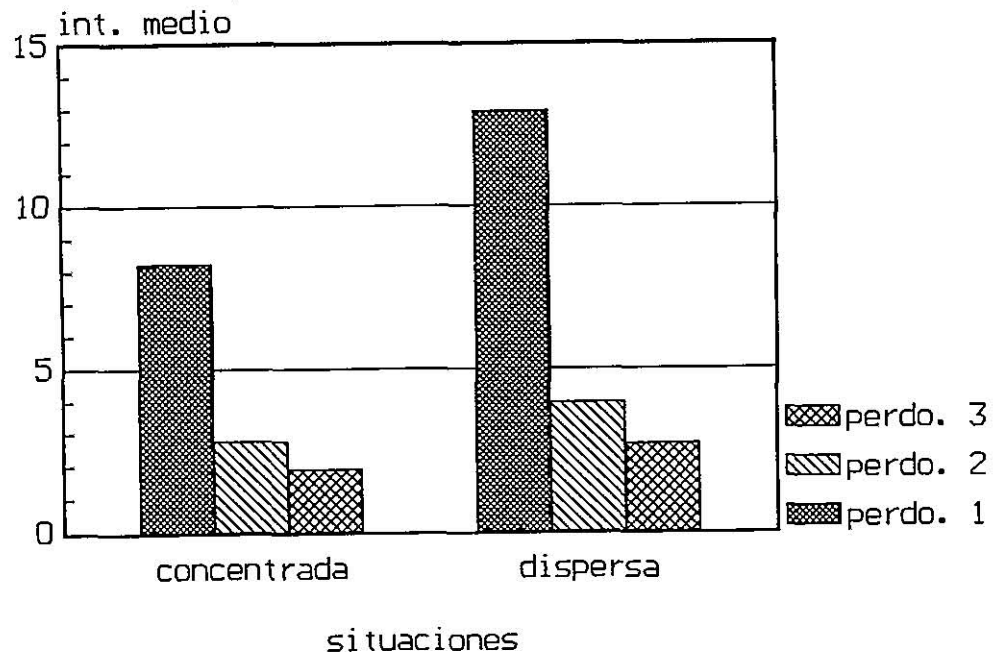


c) Tiempos de alimentación en el recinto exterior

Respecto a los tiempos de comida registrados en el recinto exterior, los resultados indicaron que obviamente estos fueron mayores en la situación dispersa que en la concentrada (ANOVA $F_{1,1364}=43.882$, $p=.000$) ya que en la situación concentrada el alimento se depositaba en el cuarto I1. Pero nos ha llamado la atención que los tiempos de alimentación en el exterior fueron relativamente altos en la situación concentrada (Figura 30) dado que allí no se depositó el alimento. También fueron significativos los tres períodos (ANOVA $F_{2,1364}=244.962$, $p=.000$) y la interacción situación x período (ANOVA $F_{2,1364}=14.351$ $p=.000$), siendo

mayores en el primer período de observación que en el segundo y el tercero (Scheffé $p=.000$ con ambos, $p=.023$ entre el segundo y tercero) (Figura 30).

Figura 30. Tiempos de alimentación en el recinto exterior en los tres períodos de la situación experimental, medido en intervalos de 15 sg. (ANOVA situaciones: $F_{1,1364}=43.883$, $p=.000$; períodos: $F_{2,1364}=244.962$, $p=.000$; situaciones x períodos: $F_{2,1364}=14.351$, $p=.000$).



La correlación entre la edad de los machos y los tiempos de comida en el exterior en la situación concentrada (Spearman $r_s=-.209$, $p=.000$, $N=867$) muestra que los machos más jóvenes dedican más tiempo a alimentarse en el recinto exterior que los de mayor edad.

d) Tiempos de alimentación en las distintas zonas

Una de las estrategias de los machos con menor acceso a los recursos alimenticios para la obtención de alimento es comer en otros lugares que maximicen la obtención de alimento. Por ello se analizaron los tiempos de alimentación

que tenían los machos en las distintas zonas del recinto exterior (véase Figura 1), esperando que hubiera diferencias en cuanto a su utilización. Dentro del recinto exterior, el alimento disponible en las distintas situaciones y zonas podía ser variable. En la situación concentrada, aunque el alimento se depositaba en el cuarto interior I1, muchos animales trasladaban piezas de comida al exterior de forma que al poco rato quedaban algunos trozos o restos de alimento en las diversas zonas, especialmente en la zona NE al ser la más cercana a la salida del cuarto interior. En la situación dispersa, existía alimento en todas las zonas, aunque ya que la dispersión se producía desde la pared Norte, fueran posiblemente las zonas NO y NE las que tuvieran mayor cantidad de alimento y por tanto fuera ventajoso alimentarse en éstas zonas y no en las zonas Sur.

En el análisis de la influencia de la distribución del alimento en las distintas zonas, solamente obtuvimos diferencias en la zona NO (ANOVA $F_{1,1364}=64.512$, $p=.000$), presentando en la situación dispersa los mayores valores. En el resto de las zonas, los machos se alimentaron por igual en ambas situaciones (Figura 31).

Analizando los tiempos de alimentación en cada una de las zonas, como era previsible, en el primer período los machos utilizaron más (Scheffé $p=.000$ en todos los casos) todas las zonas que en el segundo y tercer período, con excepción de las isletas del agua (zona IS), ya que los

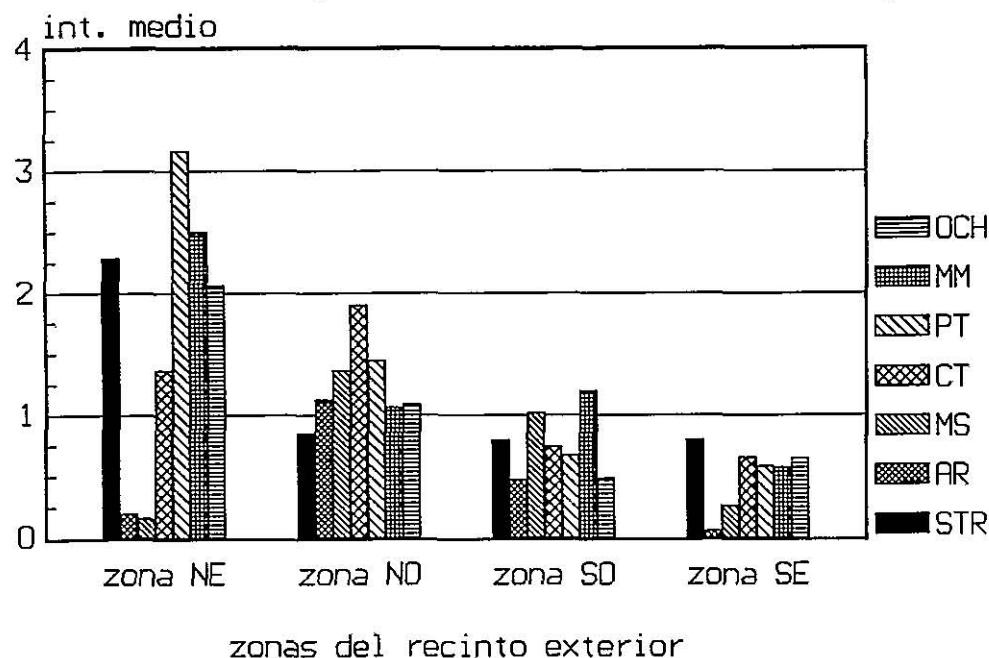
animales comieron allí más en el período 3 (Figura 31).

Para ver si había diferencias entre los machos en la utilización de cada zona en cada situación, se hicieron correlaciones entre la edad y los tiempos de alimentación en cada zona y situación. Los resultados obtenidos (Figura 31) indicaron que en la situación concentrada, los machos más jóvenes tenían tiempos de alimentación superiores en todas las zonas excepto en las isletas (con correlación no significativa). En cambio, en la situación dispersa no existió correlación entre la edad de los machos y los tiempos de comida, con excepción de la zona SE (Spearman $r_s = -.128$, $p = .003$, $N = 503$), como puede observarse en la Figura 31.

Figura 31. Tiempos de alimentación en las distintas zonas del recinto exterior indicando la influencia de la situación de alimentación (C=concentrada, N=867; D=dispersa, N=503) y el período de observación (Per). En el caso de existir diferencias significativas, se reseña la situación o período con el valor más alto, así como la correlación de Spearman (r_s) con la edad de los machos en cada situación.

		I1
zona NO Sit: D ; Per: 1 C: $r_s = -.089$ ** D: $r_s = ns$	zona NE Sit: ns; Per: 1 C: $r_s = -.278$ *** D: $r_s = ns$	
zona SO Sit: ns; Per: 1 C: $r_s = -.081$ * D: $r_s = ns$	zona SE Sit: ns; Per 1 C: $r_s = -.156$ *** D: $r_s = -.128$ **	
zona IS Sit: ns; Per: 3 C: $r_s = ns$; D: $r_s = ns$		

Figura 32. Tiempos de alimentación de los machos en la situación concentrada en cada zona del recinto exterior, medido en intervalos de 15 sg..



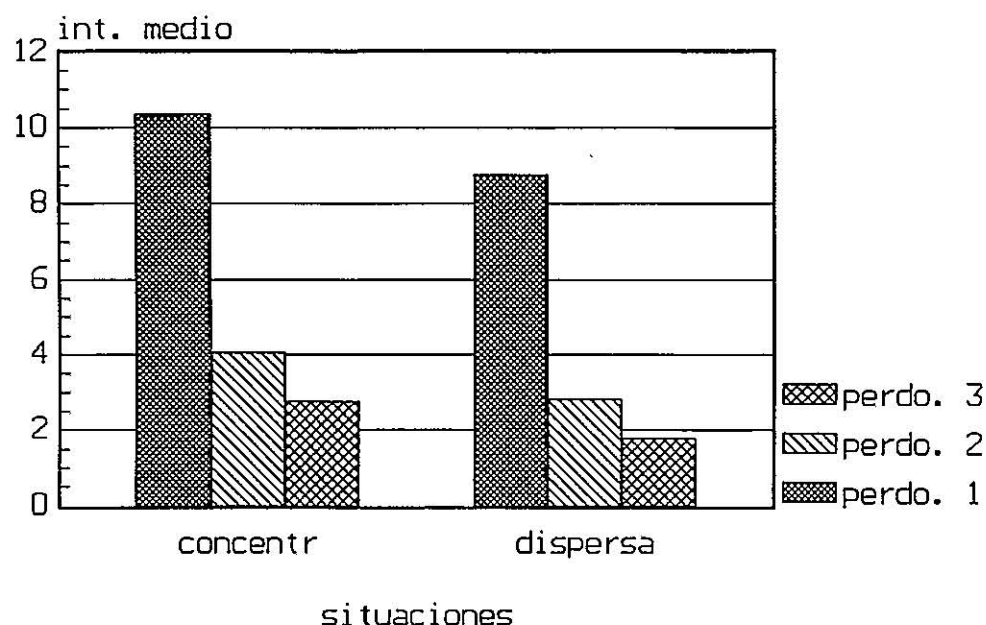
e) Número y duración de los intervalos de alimentación

Los intervalos de alimentación o "feeding bouts" nos indican el número de veces o tiempo que los animales comen ininterrumpidamente durante la observación. Dado que estos están afectados por las interacciones de miembros de otros y/o del propio grupo (por ej. control de las hembras) y del tamaño y distribución de las parcelas alimenticias, se espera que las frecuencias y duraciones de los intervalos alimenticios varíen en las dos situaciones de alimentación y en los distintos períodos de observación. Concretamente se esperan mayores frecuencias de intervalos de alimentación y una menor duración de estos en la situación dispersa que en la concentrada, debido por un lado a que la misma dispersión del alimento debería conllevar más interrupciones en la alimentación, mientras que en el cuarto interior de la

situación concentrada, el alimento estaría presente. Por otro lado, un mayor control de la hembras que supondría mayores interrupciones de los intervalos alimenticios y menor duración de los mismos, hecho que se espera mayor en la situación dispersa.

Los resultados obtenidos nos indicaron que las frecuencias de los intervalos de alimentación no fueron diferentes (ANOVA $p > .05$) al comparar la situación concentrada con la dispersa, pero sí lo fueron los tiempos de duración de los mismos (ANOVA $F_{1,1364}=12.534$, $p=.000$), con valores superiores en la situación concentrada (Figura 33). Los períodos sí fueron diferentes en las frecuencias de los intervalos de alimentación (ANOVA $F_{2,1364}=139.281$, $p=.000$) (Figura 34) así como en su duración (ANOVA $F_{2,1364}=161.630$, $p=.000$) (Figura 33). Como se esperaba, los valores fueron significativamente mayores en el primer período (Scheffé $p=.000$ entre los períodos 1-2 y 1-3), tanto en las frecuencias (Figura 34) como en los tiempos de duración de los intervalos alimenticios (Figura 33), mientras que entre el segundo y tercero, las diferencias no fueron significativas (Scheffé $p > .05$). La interacción de la situación x período sólo fue significativa en las frecuencias de dichos intervalos (ANOVA $F_{2,1364}=3.429$, $p=.019$) pero no en la duración de los mismos.

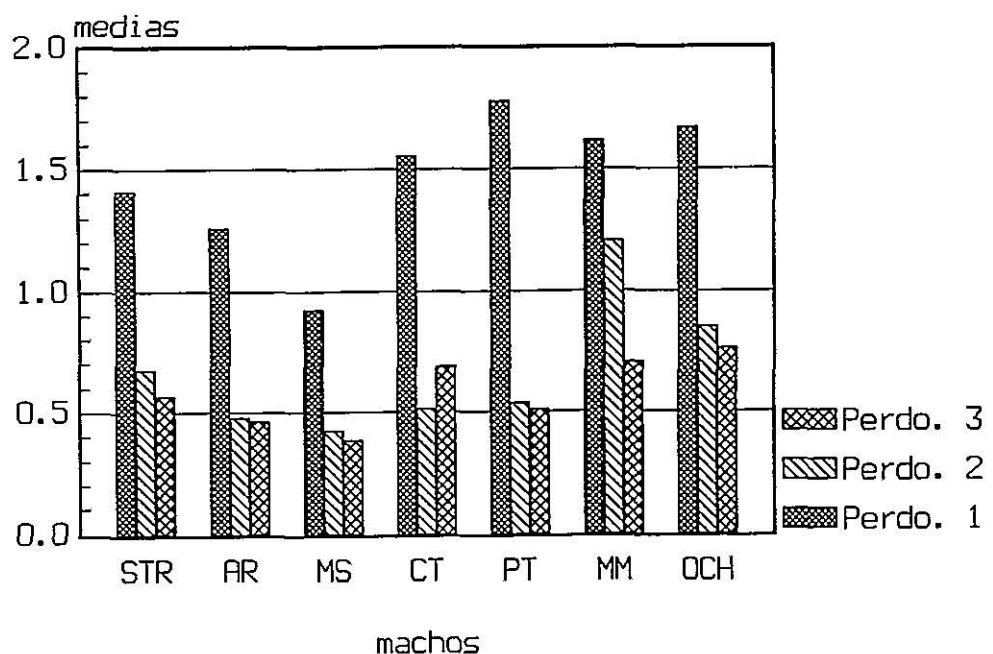
Figura 33. Duración de los intervalos de alimentación en los tres períodos (ANOVA $F_{2,1364}=161.630$, $p=.000$) de la situación experimental (ANOVA $F_{1,1364}=12.534$, $p=.000$), medido en intervalos de 15 sg.



La edad de los machos presentó una correlación negativa y significativa en las frecuencias (Spearman $r_s=-.132$, $p=.000$, $N=1370$) (Figura 34) pero no con los tiempos de duración de los intervalos de alimentación, considerando conjuntamente ambas situaciones de alimentación. Realizadas estas correlaciones en cada una de las situaciones, obtuvimos que en la situación concentrada la edad estaba correlacionada negativamente con el número de intervalos de alimentación (Spearman $r_s=-.181$, $p=.000$, $N=867$), mientras que su duración no correlacionó. En la situación dispersa, tanto las frecuencias como los tiempos de los intervalos alimenticios no correlacionaron significativamente con la edad.

Estas correlaciones nos indican que los machos jóvenes tienen mayores intervalos de alimentación que los machos más viejos, y si la duración de estos es similar, se puede concluir que los machos más viejos comen menos, aunque esto sería correcto únicamente en la situación concentrada. Si tenemos en cuenta que el alimento ingerido en babuinos es el mismo en todos los machos, esto apunta a que los machos de mayor edad en la situación concentrada comen más rápidamente que los más jóvenes, ya que tienen menor número de intervalos alimenticios de promedio por cada observación, aunque la duración sea equivalente en todos los machos. En cambio en la situación dispersa todos los machos comerían lo mismo y a igual velocidad.

Figura 34. Número de intervalos de alimentación de los machos en los tres períodos de la situación experimental (ANOVA $F_{2,1364}=139.281$, $p=.000$). Correlación con la edad (Spearman $r_s=-.132$, $p=.000$, $N=1370$).



Las diferencias encontradas en la cohesión social entre ambas situaciones (véase Comparación de la cohesión espacial en las situaciones experimental y control) nos hizo pensar que existiera una relación entre los tiempos dedicados a la alimentación y la cohesión en relación a la forma de distribución del alimento en las dos situaciones. Así, según el conflicto teórico entre el control de la cohesión y alimentarse cabría esperar que los machos más controladores tuvieran que dedicar menos tiempo a la alimentación (menores tiempos de alimentación e intervalos de alimentación más cortos y más frecuentes). Por tanto, realizamos las correlaciones entre las conductas cohesivas de los machos en cada una de las situaciones de alimentación con los tiempos de alimentación totales y las frecuencias y duración de los intervalos de alimentación de cada situación (Tabla XII).

Tabla XII. Correlaciones de Spearman (r_s) entre las conductas cohesivas de los machos y variables alimenticias referidas a tiempos de duración (T) y frecuencias (N) en las dos situaciones de alimentación (C=concentrada, N=867 y D=dispersa, N=503). Nivel de significación ***= $p<.001$; **= $p<.01$; *= $p<.05$; ns=no significativo.

	pastoreo	T espulgamto	seguimiento
T alimentcn C	ns	$r_s = -.25$ ***	ns
T " D	ns	$r_s = -.21$ ***	ns
T intervalo C	ns	$r_s = -.23$ ***	ns
T " D	ns	$r_s = -.22$ ***	ns
N intervalo C	ns	$r_s = -.22$ ***	$r_s = .17$ ***
N " D	ns	$r_s = -.18$ ***	$r_s = .09$ *

En dicha tabla puede observarse que los pastoreos no correlacionan con ninguna de las variables alimenticias tratadas, mientras que los tiempos de espulgamiento (y las frecuencias aunque no se reseñan) lo hacen en todos los casos de forma negativa. El seguimiento de los machos correlaciona positivamente con las frecuencias de los intervalos de alimentación, pero no con las variables referidas a los tiempos de alimentación. Por tanto puede generalizarse que los machos que dedican más tiempo al control del harén tienen menores tiempos de alimentación e intervalos alimenticios más cortos y más frecuentes.

Latencias de acceso al alimento

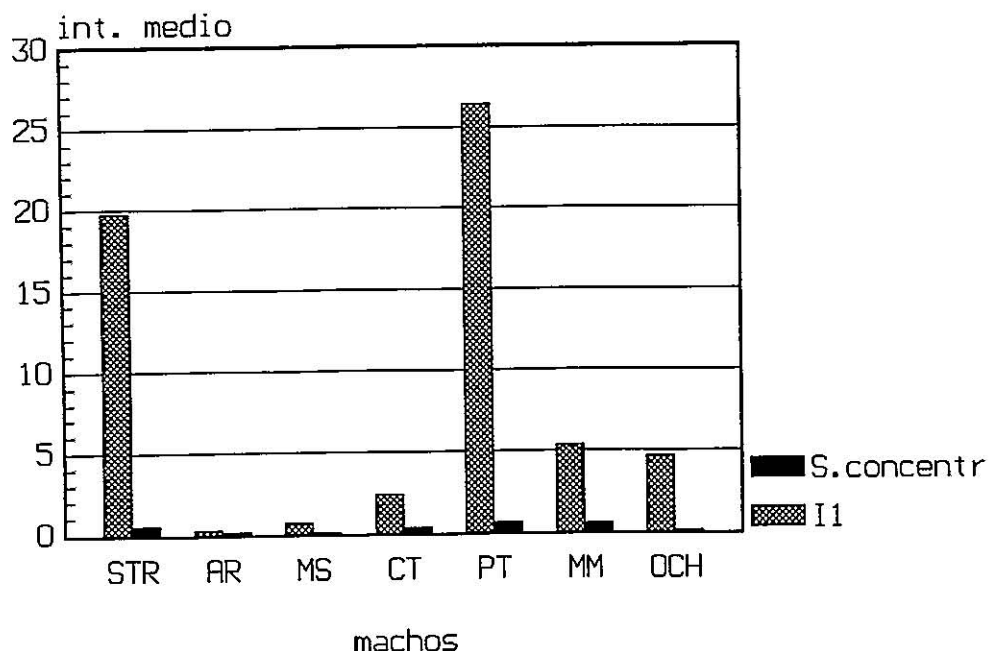
El acceso al alimento se midió mediante las latencias al alimento, o sea, el tiempo que transcurrió desde que se suministró la comida hasta que los machos empezaban a alimentarse.

Las latencias de obtención del alimento en la situación concentrada fueron similares en todos los machos (figura 20) y no correlacionaron significativamente con la edad de los machos (Spearman $r_s = -.023$, $p > .05$, $N = 300$).

En la situación concentrada se registraron además las latencias hasta que comían en el cuarto interior (mediante la

filmación) para obtener el orden acceso de los machos al cuarto interior. Las latencias de acceso al alimento en el cuarto interior fueron distintas en los machos (Figura 35) y correlacionaron con la edad (Spearman $r_s = -.24$, $p = .014$, $N = 98$). Los resultados de la Figura 35 indican a nivel descriptivo que no se produjeron diferencias en las latencias de acceso al alimento en la situación concentrada, pero sí existieron si tenemos en cuenta únicamente las del acceso al cuarto interior. Estas fueron muy bajas, o sea el mejor acceso, en AR y MS (los machos de mayor edad), mientras que STR y PT fueron los que más tarde entraban a comer en el cuarto interior.

Figura 35. Latencias de acceso al alimento en la situación concentrada y de acceso al cuarto interior (I1), medido en intervalos de 15 sg. Correlación con la edad en I1: (Spearman $r_s = -.24$, $p = .014$, $N = 98$; en situación concentrada: $r_s = -.023$, $p > .05$, $N = 300$).



Las diferencias que se observan en las latencias en la situación concentrada al comparar el alimento obtenido en el cuarto interior o en un lugar cualquiera nos indicó que los machos que tenían mayores latencias al cuarto interior (especialmente PT y STR), sí obtenían comida sin entrar en él, o sea, en el recinto exterior.

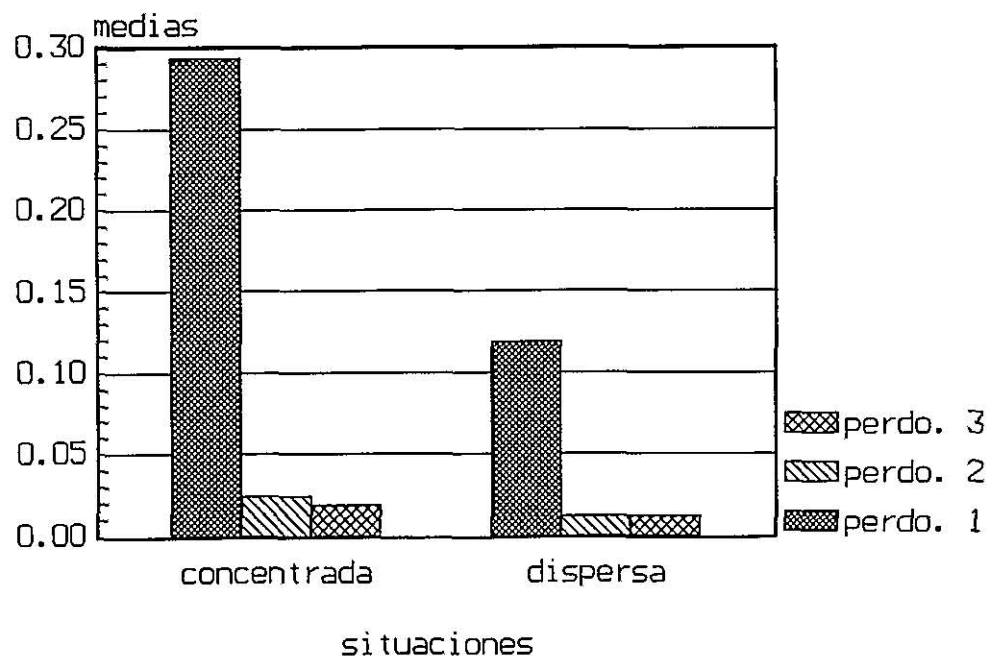
Obviamente, en la situación dispersa tampoco hubo correlación entre la edad de los machos y las latencias de acceso al alimento. Las latencias por la comida tampoco fueron significativas al comparar las situaciones concentrada y dispersa (ANOVA $F_{1,466}=3.517$, $p=.057$) sin tener en cuenta el lugar de obtención. En cada uno de los machos tampoco se encontraron diferencias significativas al comparar las latencias de acceso al alimento en la situación concentrada y dispersa.

Interferencias por el alimento

Las interferencias por la comida pueden reflejar la competición directa por el alimento, por lo que debería estar influenciada por la distribución de éste, esperando que en la situación concentrada se eleven las frecuencias de las interferencias por la comida respecto a la situación dispersa.

Como pensábamos, se obtuvieron diferencias al comparar las situaciones (ANOVA $F_{1,1364}=8.068$, $p=.004$), ya que en la situación dispersa, las frecuencias de interferencias por el alimento fueron menores (Figura 36). Estas también difirieron en los distintos períodos (ANOVA $F_{2,1364}=31.571$, $p=.000$), habiendo diferencias entre el primero y el segundo (Scheffé $p=.000$) y también entre el primero y tercero (Scheffé $p=.000$), mientras que entre el segundo y tercer período no hubo diferencias significativas. También fue significativa la interacción situación x período (ANOVA $F_{2,1364}=5.986$, $p=.003$)

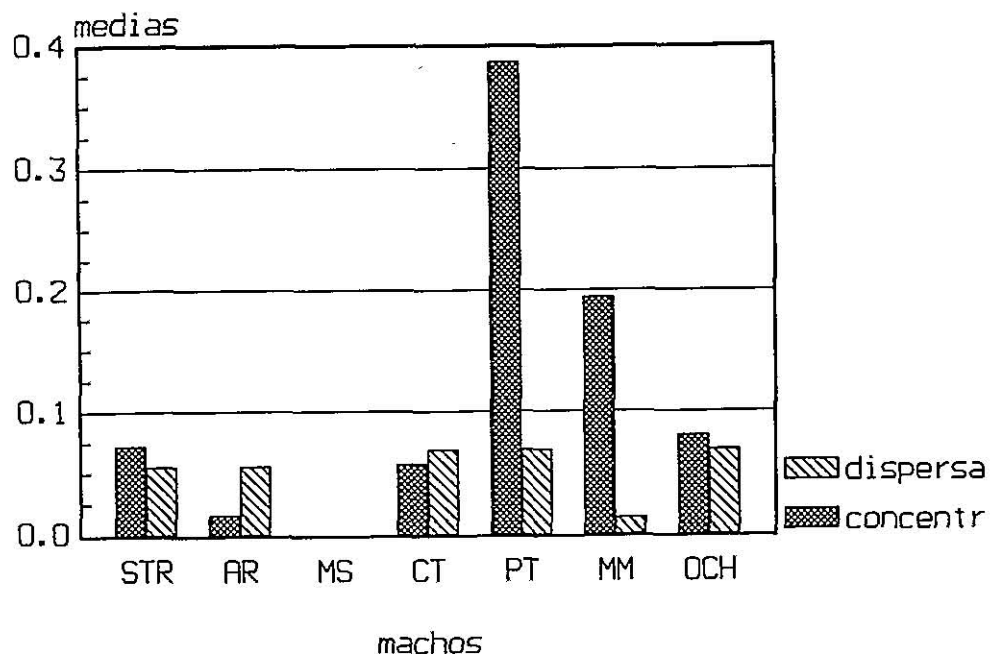
Figura 36. Interferencias por el alimento en los distintos períodos de la situación experimental. (ANOVA situaciones: $F_{1,1364}=8.068$, $p=.004$; períodos: $F_{2,1364}=31.571$, $p=.000$; situación x período: $F_{2,1364}=5.986$, $p=.003$).



Un análisis posterior de la influencia de la distribución del alimento en las interferencias en cada uno de los machos, nos indicó que las diferencias en cuanto a la situación de alimentación se debía sólo a los machos PT (ANOVA $F_{1,194}=7.072$, $p=.008$) y MM (ANOVA $F_{1,195}=7.559$, $p=.006$), siendo en el resto de los machos no significativa. Por tanto, se puede afirmar que las frecuencias de las interferencias por el alimento fueron mayores en la situación concentrada, aunque esta estrategia sólo la utilizan determinados machos.

Los resultados obtenidos indicaron que existía una correlación negativa entre las interferencias por la comida y la edad de los machos (Spearman $r_s=-.115$, $p=.000$, $N=1370$) (Figura 37).

Figura 37. Interferencias por el alimento de los machos en la situación experimental (ANOVA $F_{1,1364}=8.068$, $p=.004$). Correlación con la edad en la situación concentrada: (Spearman $r_s=-.162$, $p=.000$, $N=867$; dispersa: $p>.05$).



Los receptores de las interferencias fueron principalmente hembras y juveniles como se puede apreciar en la siguiente tabla (XIII):

Tabla XIII. Número de interferencias por el alimento actor/receptor de los machos adultos indicando las distintas clases de edad/sexo. Leyenda en tabla XI.

		R E C E P T O R E S				
		♂ adultos	♂ sub	♀ p	♀ a	juv
A C T O R E S	STR	-----	4	4	1	3
	AR	MS (1), OCH (1)	1	1	0	2
	MS	-----	0	0	0	0
	CT	OCH (2)	2	8	1	5
	PT	MM (1)	4	33	3	18
	MM	OCH (1)	3	8	1	12
	OCH	MS (1), CT (1)	3	3	0	8

Las frecuencias de las interferencias recibidas por los machos no presentaron diferencias significativas en las distintas situaciones y períodos, ni correlación con la edad de los machos, seguramente debido a su escasa incidencia.

Alimentación de los visitantes

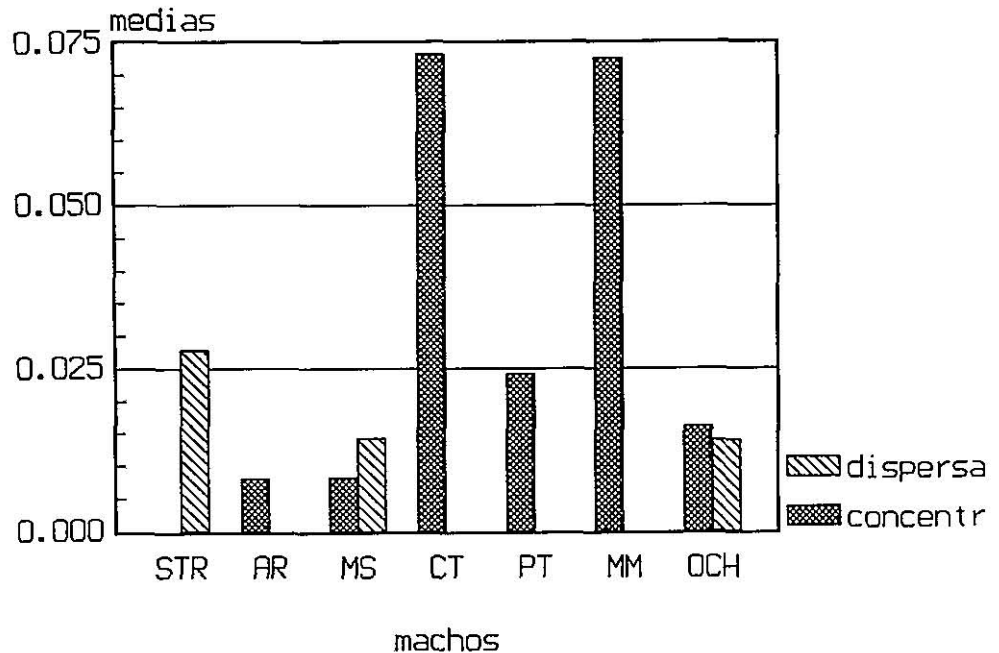
Aunque la escasa presencia de éstos era exclusivamente al final de la sesión de observación (período 3), se decidió utilizar esta incidencia para analizar qué machos obtenían el alimento de los visitantes, ya que otra de las estrategias de los machos que tienen menor acceso a los recursos alimenticios restringidos podría ser obtenerla a partir de otras fuentes como pueden ser los visitantes.

Como esperábamos, el número de veces que los machos obtenían el alimento de los visitantes fue superior en la situación concentrada (ANOVA $F_{1,1364}=4.957$, $p=.024$) que en la dispersa (Figura 38).

Coincidiendo con lo esperado, la correlación entre el número de veces que los machos obtenían el alimento de los visitantes en la situación concentrada y la edad de los machos fue negativa (Spearman $r_s=-.072$, $p=.033$, $N=867$) (Figura 38). En la situación concentrada por tanto, eran los machos más jóvenes los que más veces obtienen la comida de los visitantes y los que tenían, según los resultados anteriores, menor acceso al alimento en el cuarto interior.

Figura 38. Alimento obtenido por los machos de los visitantes en la situación experimental (ANOVA

$F_{1,1364}=4.957$, $p=.024$). Correlación con la edad en la situación concentrada: (Spearman $r_s=-.072$, $p=.033$, $N=867$; dispersa: $p>.05$).



Resumen

- 1) Los tiempos de comida totales son superiores en la situación concentrada que en la dispersa. En ambas situaciones, los tiempos dedicados a la alimentación disminuyen a medida que transcurre la sesión de observación.
- 2) En la situación concentrada los tiempos de alimentación totales correlacionaron negativamente con la edad de los machos, mientras que la correlación fue positiva con los tiempos de alimentación en el cuarto interior.
- 3) No existen diferencias en los tiempos de comida en las distintas zonas del recinto exterior al comparar ambas situaciones de alimentación, excepto en la zona NO que tiene

valores superiores en la situación dispersa.

4) En la situación concentrada los tiempos de alimentación en todas las zonas (excepto en las isletas) correlacionaron negativamente con la edad de los machos. En la situación dispersa la única zona que correlacionó con la edad fue la SE.

5) Existe una correlación negativa entre las conductas cohesivas de los machos (excepto con los pastoreos) con los tiempos dedicados a la alimentación y positiva con las frecuencias de intervalos alimenticios.

6) Las frecuencias de los intervalos alimenticios fueron las mismas para todos los machos al comparar la situación concentrada y la dispersa, pero éstos tienen mayor duración en la situación concentrada.

7) La edad de los machos correlacionó negativamente con las frecuencias de los intervalos alimenticios, pero no con su duración.

8) Las latencias de acceso al alimento en el cuarto interior presentaron diferencias entre los machos. La correlación negativa indicó que los machos de mayor edad tuvieron un más rápido acceso al cuarto interior.

9) No hubo diferencias en las latencias en la situación concentrada sin tener en cuenta el lugar de obtención del alimento ya que los machos con mayores latencias al cuarto interior (STR y PT) obtenían el alimento en el exterior.

10) Las frecuencias de las interferencias por la comida fueron más bajas en la situación dispersa que en la concentrada.

11) Los machos más jóvenes fueron los que realizaron más interferencias por la comida en la situación concentrada. Los receptores de las interferencias por el alimento fueron principalmente hembras y juveniles.

12) Los machos de menor edad recurrieron más frecuentemente al alimento suministrado por los visitantes que los machos de mayor edad. Esto sucede más frecuentemente en la situación concentrada que en la dispersa.

DISCUSSION

ESTRUCTURA SOCIAL DE LA COLONIA DE BABUINOS

La composición de la colonia obtenida mediante los criterios de asociación espacial de los individuos (excepto los juveniles) y de interacciones de espulgamiento, nos indicó que la colonia de babuinos del Zoo de Madrid estaba compuesta por diez unidades sociales. Estas unidades sociales se clasificaron en ocho grupos de tipo harén (STR, AR, MS, CT, PT, MM y FOM), una pareja (GAM y koo) y un macho subadulto solitario (AMN). De estas unidades sociales, representadas por el macho líder, no se utilizaron a FOM y GAM como machos focales ya que en un paso previo al inicio del estudio sobre la composición de la colonia en Abril de 1990, estos machos no eran todavía adultos (con ocho años cumplidos según el criterio de Kummer, 1968) y no estaban en posesión de hembras. Por tanto, en esa fecha contabamos con los siete machos adultos STR, AR, MS, CT, PT, MM y OCH que iban a ser los individuos focales de dicho trabajo. Estos machos estaban aparentemente (sin registros observacionales) asociados a unas hembras y a una serie de machos subadultos (menos de ocho años) como eran FOM, GAM, AMN, etc. De ellos FOM y GAM, ambos seguidores del harén de STR, formaron en el período de estudio lo que Kummer (1968) denomina "unidades iniciales" que consiste en la asociación de los machos seguidores con alguna hembra juvenil o con alguna hembra que acaba de entrar recientemente en el estado de madurez (tras la menarquia). En algunos casos "roban" alguna hembra madura

al macho líder del harén. En el caso de FOM, durante el período de estudio se asoció a la hembra vt que pertenecía al harén de STR. Observaciones personales no vieron ninguna agresión con contacto corporal (peleas, mordiscos, etc) entre STR y FOM, dando la sensación subjetiva de que STR "cedía" sin resistencia una de sus hembras en favor de FOM, hecho que según la literatura (Sigg y Falett, 1985) no es lo habitual. Estos autores indican que un macho líder de harén no pierde una hembra si no es con una derrota. La aclaración tal vez pudiera estar en el gran coste energético que supone mantener la integridad, y por tanto controlar, un harén con siete hembras. Respecto de la otra hembra (nab) asociada a FOM, ésta es una hembra que, al igual que koo con GAM, entró recientemente en estado adulto. Con ello se quiere aclarar el por qué aparecen FOM y GAM en los análisis de cluster asociados a alguna hembra y sin embargo no fueron utilizados como individuos focales, además de servir de ejemplo de como unos machos seguidores forman una unidad inicial y posteriormente un harén, tal y como se describe en la literatura con babuinos hamadriades (Kaumanns, 1983; Kummer, 1968)

Con el fin de poder analizar y comprender los procesos sociales que influyen en el comportamiento de los machos adultos, nos apoyamos en la clasificación realizada por Colmenares (1990) en la que divide las diferentes etapas de los machos en distintos estatus reproductivos (que él denomina estatus sociales). Básicamente, los machos que

mantienen un harén se pueden dividir en tres categorías: nuevo líder, líder principal y viejo líder (véase Babuinos: estructuras sociales y relaciones competitivas de la Introducción).

Una vez formada la unidad inicial, los nuevos líderes (MM y OCH en nuestro caso, ya que formaron recientemente su harén, véase Tabla II) poseen pocas hembras con las que mantienen débiles lazos afiliativos (Colmenares, 1990). Dichos machos incrementan el número de hembras principalmente a partir de harenes liderados por viejos líderes (Kaumanns, 1983; Kummer, 1968). Ello se puede ilustrar con el caso de MM, que durante el estudio arrebató una hembra (gra) a AR. Esta hembra provenía del harén de AR, macho que en aquella época tenía lastimada una pata posterior debido al elevado número de enfrentamientos que tuvo con MM. Este al final consiguió arrebatarse la hembra a AR, por lo que tenía cinco hembras. Este número de hembras no concuerda con el número teórico que le corresponde a un nuevo líder, pudiendo decir que tenía más de las que teóricamente le correspondían.

De mayor edad, los machos STR, CT y PT (11, 10 y 9 años respectivamente) les clasificamos como líderes principales (Colmenares, com. pers.) que teóricamente se caracterizan por un alto número de hembras con las que mantienen fuertes lazos afiliativos. STR es en cuanto al número de hembras el más representativo al tener seis, mientras que CT y PT con dos tenían un número inferior al teóricamente esperado

(Colmenares, 1990). Aunque el número de hembras que posee cada líder de harén puede ser variable y en éstas descripciones son meramente indicativos, existen factores que lo condicionan. Por un lado, la misma cautividad puede fijar el número de hembras disponibles en relación al número de machos adultos que podrían poseerlas al no permitir la incorporación de hembras provenientes de otros grupos y por otro lado, la posesión de estas está condicionado por el grado de hibridación de los machos, tema que trataremos posteriormente .

Los machos de mayor edad, AR y MS fueron clasificados como viejos líderes. Estos se caracterizan por poseer pocas hembras con las que mantienen estrechos lazos. Tanto AR como MS se ajustan perfectamente a los descrito por Colmenares (1990) ya que ambos poseen dos hembras, aunque anteriormente sus harenes fueran más numerosos (véase Tabla x). Estos machos pensamos que son los que más riesgo tienen de perder hembras en favor de machos más jóvenes y por ello deberían ser los machos que utilizan más frecuentemente conductas cohesivas o de control. Estas fueron pastoreo (Kummer, 1968; Kummer *et al.*, 1970; Nagel, 1971), espulgamiento y seguimiento activo (Sugawara, 1982 y 1988).

La cohesión espacial de cada uno de los harenes estudiados fue a un nivel descriptivo distinta, ya que en algunos harenes los miembros estaban a menudo en proximidad (1.5 m.), mientras que en otros, los individuos estaban en un

mayor número de ocasiones fuera de un radio de 1.5 m. Dicha cohesión espacial estuvo correlacionada positivamente con la edad de los machos, resultado que apunta a la mayor cohesión de los harenes de los viejos líderes. Esto también concuerda con los resultados obtenidos mediante las correlaciones de la edad de los machos con las conductas cohesivas, ya que el pastoreo y el espulgamiento (frecuencias y tiempos) de los machos correlacionaron positivamente con la edad, conductas que también correlacionaron positivamente con la cohesión espacial de los harenes. Por tanto, se puede llegar a la conclusión de que los viejos líderes fueron los machos más controladores y con harenes más cohesivos, debido posiblemente al mayor riesgo de perder hembras.

Uno de los comportamientos que debería influir en una mayor cohesión espacial en babuinos híbridos sería el seguimiento de los machos (Sugawara, 1982 y 1988). En nuestro estudio, el seguimiento de los machos no correlacionó ni con la cohesión espacial ni con la edad de los machos, resultados que contradicen los obtenidos por Sugawara (1982 y 1988) al afirmar que el seguimiento persistente del macho a las hembras constituye un mecanismo compensatorio de cohesión en los machos híbridos debido a la ineficacia de la técnica de pastoreo.

En este sentido se podía observar en los dendrogramas obtenidos mediante análisis de cluster la diferente proximidad existente en los harenes compuestos por dos

hembras respecto al macho líder. Esto concordaría con lo expuesto por Sigg (1980) al afirmar que en los harenes de dos hembras, una estaría más próxima al macho que la otra, dependiendo del rol que ejerce cada una de ellas en el harén (este autor asigna un rol de tipo "social" a la hembra más joven y un rol de tipo "ecológico" a la hembra de mayor edad que tendría una función más encaminada a la localización de los recursos).

Influencia de la distribución del alimento en la estructura social

La influencia de la distribución de los recursos alimenticios en la estructura social de los grupos ya fue planteada por autores como por ej. Crook *et al.*, 1976, señalando que si la distribución de los recursos alimenticios varía, también deberían variar el tamaño y cohesión de los grupos. Estas variaciones en la cohesión de los grupos en función de la distribución del alimento coincide con lo señalado por Mason (1976) respecto a la adaptación de los grupos de primates a las condiciones ambientales y a la influencia de factores ecológicos en la estructura social de los grupos (por ej. Eisenberg *et al.*, 1972; Gartlan, 1973; van Schaik y van Hoof, 1983).

Diversos autores como Wrangham (1980) señalan una variación en la composición de los grupos en función de la

escasez/abundancia de los recursos alimenticios debidos a la estacionalidad, ya que la escasez de alimento favorece la dispersión de los individuos y la formación de subgrupos de forrajeo y de esa forma reducir la competición con otros miembros del grupo. Byrne *et al.*, (1989) observaron con babuinos de montaña (*Papio ursinus*) que en la estación fría y seca y con alimento más escaso y disperso, los miembros de los grupos se dispersaban cuando iban en busca del alimento. Barton (1989) con *Papio anubis* también encontró mayor proximidad entre los individuos en alimento agrupado (similar a nuestra situación concentrada) y menor proximidad cuando el alimento estaba disperso.

Aunque no existe ningún estudio concreto sobre la influencia de la forma de distribución del alimento en la cohesión espacial en harenes, nuestros resultados confirman que lo referido a primates en general o a los babuinos antes mencionados, sería válido también para grupos tipo harén.

En la observación de la composición de los siete harenes estudiados en la colonia obtenidos mediante el análisis de cluster en la situación concentrada y dispersa, nos ha llamado la atención la estabilidad (entendida como la no variación en la asociación entre individuos) de algunos harenes (MS por ejemplo) por un lado, y la variación en otros, como por ejemplo el de STR. Estos términos están referidos a una menor asociación espacial, que artificialmente fijamos al nivel de amalgamación de 70 en el

análisis de cluster y a la ausencia de espulgamientos de algunas hembras en la situación dispersa. Pero en términos generales, en la situación concentrada se aprecia una mayor cohesión espacial de los miembros de cada harén, mientras que en la situación dispersa, estos tienden a la dispersión e incluso, a la "independización" de algunas hembras respecto del macho líder. En la situación control, la cohesión espacial tuvo valores intermedios. Estos resultados nos indicaron, que en función de la forma distribución del alimento y por tanto del tamaño de las parcelas alimenticias, la cohesión de los harenes varió.

Estas variaciones en la asociación y cohesión entre los miembros de los distintos harenes debería responder a unos beneficios (1) y unos costes como es la competición por el alimento (2) en las distintas situaciones experimentales.

1) La mayor cohesión espacial intraharén en la situación concentrada, apunta a la existencia de un "mutuo interés" en los machos y en las hembras de permanecer en proximidad. El interés de los machos estaría justificado por el mantenimiento de la integridad del harén y la facilitación del control y protección de las hembras y sus crías (Smuts, 1987; o defensa de la poliginia según Emlen y Oring, 1977) con el fin de maximizar su eficacia inclusiva. En cambio el interés de las hembras en permanecer próximas al macho posiblemente esté motivado porque así incrementarán su acceso al alimento, concretamente al cuarto interior. Esto concuerda

con las hipótesis planteadas por distintos autores al apuntar el interés de las hembras en asociarse al macho que maximice su obtención de alimento (Smuts, 1987) y a la afirmación de Kaumanns *et al.* (1987), en la que la proximidad de las hembras al macho líder vendría justificada por una mejora de su obtención de alimento.

En cambio, en la situación dispersa, aunque el interés del macho debería permanecer en mantener la integridad del harén de igual forma que en la situación concentrada, la menor cohesión espacial nos indica que parece ser ventajoso para las hembras dispersarse y poder así maximizar la obtención de alimento. Concretamente en esta situación, las seis hembras del harén de STR prefirieron estar más asociadas entre sí que al macho líder. En otros casos, algunas hembras incluso estuvieron más asociadas a otros machos, dependiendo de la distribución del alimento, que a su líder de harén. Este sería el caso de gra, que en la situación concentrada estuvo espacialmente más cerca de AR (uno de los machos con mejor acceso al cuarto interior), mientras que en la situación dispersa estuvo más asociada al harén de MM. Las hembras de MM en la situación concentrada prefirieron asociarse a machos subadultos (con mejor acceso al cuarto interior que algunos machos adultos, observación personal) que a su macho líder.

2) Otra de las consecuencias de la distinta cohesión espacial en las situaciones concentrada y dispersa sería la

competición por el alimento.

Los modelos de van Schaik (1989) y Wrangham (1980) defienden que el alimento concentrado produciría una competición de tipo directo o contest, mientras que en el alimento disperso, la competición sería de tipo indirecto o scramble. Esto está también apoyado por Harcourt (1989); Janson (1985a y b); van Schaik y van Noordwijk (1986 y 1988) y Whitten (1983) al afirmar que la competición será más marcada cuando los recursos alimenticios están concentrados.

La competición directa o contest se manifiesta mediante comportamientos agresivos abiertos que conlleva la reducción en el alimento para algunos individuos debidos a la monopolización (por ej. Belzung y Anderson, 1986 con macacos rhesus; Dittus, 1977 con macacos toque; Klein y Klein, 1975 con cuatro especies de primates neotropicales), aunque también puede manifestarse de forma más sutil al evitar algunos individuos la confrontación directa con otros (por ej. Belzung y Anderson, 1986; van Noordwijk y van Schaik, 1987 con macacos de cola larga). La competición indirecta o scramble sería de forma "pasiva", sin comportamientos abiertos, y mediante ella algunos individuos obtienen alimento antes que otros tengan la oportunidad de alimentarse (Janson y van Schaik, 1988). Van Schaik (1989) y van Schaik y van Noordwijk (1988) indican que en la competición tipo scramble, todos los individuos obtienen la misma cantidad de alimento y depende principalmente del tamaño del grupo.

Nosotros utilizamos las interferencias por el alimento como variable que nos indicaría el tipo de competición que se produce en las distintas situaciones tal y como utilizan Barton (1989) con *Papio anubis*, Shopland (1987) con *Papio cynocephalus*, Whitten (1983) con *Cercopithecus aethiops*.

Los resultados obtenidos indicaron que las frecuencias de interferencias por el alimento fueron superiores en la situación concentrada que en la dispersa, hecho que apunta, de acuerdo con los modelos y autores anteriormente citados, que la situación concentrada produjo una competición de tipo directo y la dispersa una competición de tipo indirecto.

Pero otro aspecto que debemos analizar para realizar esta conclusión es comprobar si hubo o no monopolización del alimento en la situación concentrada como predice el modelo de van Schaik (1989). Nuestros resultados indicaron que los tiempos de alimentación en el cuarto interior correlacionaron positivamente con la edad de los machos, por lo que puede deducirse que los machos de mayor edad, que además tuvieron las latencias más bajas de acceso al cuarto interior, comieron en él durante más tiempo, hecho que se interpreta como una monopolización del alimento.

A partir de estos resultados, siguiendo el modelo de van Schaik (1989), se esperaría en la situación concentrada que los individuos que monopolizan el alimento y tuvieron mejor acceso al cuarto interior, en nuestro caso los machos de más

edad, obtuvieran mayor cantidad de alimento. Parece existir una correlación entre la cantidad de alimento ingerido y el tiempo de alimentación (Barton, 1989), por lo que mayores tiempos de alimentación reflejan mayor ingesta de alimento (Janson y van Schaik, 1988; Post *et al.*, 1980; Whitten, 1983). Por tanto los individuos que más comieran serían los que tuvieran mayores tiempos de alimentación, menores intervalos alimenticios y de mayor duración que los individuos de menor acceso como resultado de un distinto éxito en la competición por el alimento. En cambio en la situación dispersa se esperaría, al no ser posible la monopolización, que estas variables no variaran en los machos.

Aunque no se pudieron comparar estadísticamente los tiempos de alimentación entre los distintos machos, la no correlación de los tiempos de alimentación en la situación dispersa con la edad de los machos apunta a que los tiempos de alimentación en dicha situación fueron similares y por tanto la competición por el alimento fue de tipo indirecto o scramble (según el criterio de van Sckaik, 1989). En cambio en la situación concentrada, la correlación significativa de la edad de los machos con los tiempos de comida, junto con el hecho de la monopolización del alimento y las mayores frecuencias de las interferencias, nos indicó la existencia de una competición directa por el alimento, ya que algunos individuos obtenían más alimento (en nuestro caso tienen mayores tiempos de alimentación) que otros. Teóricamente los

individuos que tienen mayores tasas de alimentación son los de mayor rango social (por ej. van Schaik, 1989; Janson y van Schaik, 1988; Wrangham, 1980). En nuestro caso, la correlación de la edad de los machos con los tiempos de alimentación en la situación concentrada fue positiva en el cuarto interior y negativa en los tiempos totales (suma de los tiempos de alimentación en el cuarto interior y en el recinto exterior). Estos resultados nos indicaron que en la situación concentrada los machos de mayor edad se alimentaban preferentemente en la propia fuente alimenticia (el cuarto interior que además monopolizaban, como se ha expuesto anteriormente), mientras que los machos más jóvenes se alimentaban preferentemente en el recinto exterior donde no se depositaba alimento. Por tanto se puede concluir que en la situación concentrada la competición de los machos híbridos por el alimento fue de tipo intergrupar directa, aunque en nuestro estudio se debería considerar más exactamente interindividual, siendo los machos de mayor edad los que tenían mejor acceso y mayores tiempos de alimentación que los machos de menor edad. En cambio la competición por el alimento en la situación dispersa fue de tipo indirecto o scramble. Estos resultados obtenidos con machos híbridos estarían de acuerdo con los modelos de Wrangham (1980) y van Schaik (1989) referidos a las hembras y con los resultados obtenidos con diversas especies de primates por los autores anteriormente citados.

Dado que los tipos de competición en las distintas

situaciones de alimentación fueron diferentes, podría pensarse que ésta conlleve distintos comportamientos de alimentación de los machos que de una forma *post hoc* nos indique las distintas estrategias utilizadas para la obtención del alimento en la situación concentrada y en la dispersa.

El comportamiento de alimentación de los machos ha estado influido por la forma de distribución del alimento, como lo demuestran los resultados obtenidos mediante los tiempos de alimentación en las distintas situaciones y períodos.

Primeramente, se obtuvieron mayores tiempos de alimentación totales en la situación concentrada que en la situación dispersa, cuando la cantidad de alimento suministrado en ambas situaciones fue la misma. Si de acuerdo con Post *et al.* (1980) y Barton (1989) pensamos que la cantidad de alimento ingerido por los babuinos (cinocéfalos y oliva respectivamente) de la misma clase de edad y sexo son similares, la conclusión que obtenemos es que en la situación concentrada los machos comen más despacio y por ello los tiempos dedicados a la alimentación son superiores a los de la situación dispersa. Esto también concuerda con la obtención de intervalos de alimentación de mayor duración en la situación concentrada que en la dispersa, siendo el número de éstos similares en ambas situaciones. La explicación a este resultado pudiera estar en la distinta accesibilidad a

las fuentes alimenticias en las situaciones concentrada y dispersa.

En la situación concentrada, el acceso al alimento estaba limitado por las reducidas dimensiones del cuarto interior, por lo que se estableció un distinto orden de entrada entre los distintos machos (resultado obtenido a partir de las latencias de acceso al alimento). Los machos que esperaban en el exterior, intentaban alimentarse a base de trozos de comida que sacaban otros individuos que salían del cuarto interior. Muchos individuos (especialmente juveniles) de la colonia entraban en el cuarto interior escasos segundos y salían al exterior con la mayor cantidad de alimento que pudieran transportar, aunque parte de este se les caía. La estrategia de los machos con mayores latencias de acceso al cuarto interior fue la de "recolectar" estos trozos e incluso alimentarse de restos que otros individuos abandonaban o mediante interferencias por el alimento. Por poner un ejemplo en este sentido, las zanahorias eran peladas con los dientes por los individuos y de esa forma comer la parte central. Cuando el individuo abandonaba el lugar, quedaban en el suelo los trozos exteriores de las zanahorias, que eran consumidos posteriormente por otros individuos. Barton (1989) con babuinos, así como Belzung y Anderson (1986) con macacos observaron que los individuos que antes accedían a los recursos alimenticios obtenían el alimento de mayor calidad nutritiva. De acuerdo con estos autores, la teórica "ventaja" de los individuos que entraban al comienzo

de la observación en el cuarto interior (los de menores latencias) podría estar en el consumo de alimento de mejor calidad y la obtención de alimento que cuantitativamente era más escaso o de su preferencia. La correlación negativa obtenida entre la edad de los machos y las latencias al cuarto interior nos indicó que esta "ventaja" fue para los machos de mayor edad. Los individuos que tenían menor acceso al cuarto interior optaron por alguna de las estrategias compensatorias para la obtención de alimento (que tratamos posteriormente).

Un resultado que nos llamó la atención fue la utilización del recinto exterior en la alimentación en la situación concentrada, ya que en esta situación sólo se suministraba alimento en el cuarto interior. Por tanto, los altos valores de alimentación encontrados en el recinto exterior nos indicó que muchos individuos de la colonia obtenían alimento en el cuarto interior para comerlo en el exterior.

ESTRATEGIAS DE ALIMENTACION

En la situación dispersa, el alimento estuvo accesible a todos los miembros de la colonia ya que el alimento se distribuyó por todas las zonas del recinto exterior. En este caso obviamente no era necesario establecer un distinto orden de acceso al alimento, por lo que la estrategia utilizada por

los machos fue en todos la misma: comer lo más rápidamente posible, hecho que explica los menores tiempos de alimentación y menor duración de los intervalos alimenticios de la situación dispersa respecto a la situación concentrada. La explicación a la mayor rapidez en la alimentación puede estar en procurar una mayor ingestión de alimento que no es monopolizable.

Las estrategias utilizadas por los individuos para la obtención de alimento es un tema que apenas se ha tratado en la literatura. Post *et al.*, 1980 en un estudio con babuinos amarillos (*Papio cynocephalus*) se refiere a estrategias compensatorias o alternativas como a aquellos comportamientos que realizan los individuos con menor acceso al alimento para cubrir sus requerimientos nutritivos. Unicamente se refiere a que éstas podían ser mediante interferencias a otros individuos y alimentarse a partir de otros alimentos o en otros lugares. Estas estrategias dependían del sexo, la edad y el rango social, siendo los de bajo rango, las hembras y los más jóvenes los individuos que más recurren a este tipo de estrategias y más interferencias sufren.

Por tanto, en la situación concentrada se pueden establecer a grandes rasgos dos tipos de estrategias. La primera (1) sería entrar rápidamente en el cuarto interior, y la segunda correspondería a los individuos con menor acceso y que denominamos en sentido amplio estrategia compensatoria (2).

1) La primera estrategia de obtención de alimento en la situación concentrada pudo establecerse gracias a las distintas latencias de acceso al cuarto interior. Los resultados obtenidos mediante correlación de rangos indicaron que los machos de mayor edad (AR y MS) fueron los que utilizaron dicha estrategia. Esta estrategia también ha sido observada en una colonia de babuinos hamadriades en cautividad, en la que el macho de más edad accedía más rápidamente a los recursos alimenticios concentrados (Zinner, com. pers.) y en monos patas adultos (Zucker, 1989), aunque estaría en contradicción con los obtenidos por Gilleau y Pallaud (1988) con *Papio* ya que observaron que los babuinos no adultos accedían más rápidamente al alimento que los adultos.

2) La existencia de estas estrategias compensatorias en la situación concentrada queda patente al observar las diferencias en las dos latencias de alimentación tomadas en dicha situación. Las de acceso al cuarto interior nos indicaban que algunos individuos entraban antes que otros, pero las latencias en la situación concentrada nos indicaban que los individuos que no entraban en el cuarto interior se alimentaban, por tanto, en el recinto exterior. Por ello se denominó estrategias compensatorias a aquellas que correlacionaron positivamente con los tiempos de alimentación en el exterior. Estas fueron las interferencias por el alimento, la comida obtenida de los visitantes y los tiempos de alimentación en cada una de las zonas del recinto exterior

(todas positivas y significativas). Estas estrategias compensatorias coinciden con las apuntadas por Post *et al.*, 1980., si consideramos alimentarse a partir de otras fuentes alimenticias u otros alimentos al alimento obtenido de los visitantes.

También obtuvimos en todas estas variables relativas a las estrategias compensatorias una correlación negativa con la edad de los machos, resultado que apunta a la utilización de estas estrategias por los machos de menor edad, resultado que coincide con los obtenidos por Post *et al.*, 1980 con babuinos amarillos, al afirmar que los machos de menor edad sufren más interferencias y son aquellos que tienen que obtener alimento de otras fuentes, aunque ellos comparan machos de tres clases de edad (+10; 8-10 y 4-7 años).

Aunque sólo podemos afirmar que estas estrategias compensatorias fueron utilizadas por los machos de menor edad, cabría preguntarse si a nivel individual las estrategias variaron en los distintos machos. Quedándonos únicamente en un nivel descriptivo, las estrategias compensatorias utilizadas por los machos STR, PT, CT, MM y OCH en la situación concentrada fueron distintas.

Los resultados obtenidos, respecto de las interferencias por el alimento y los obtenidos a partir del alimento proporcionado por los visitantes nos indicaron, sin contrastes estadísticos, que los machos con menor acceso al

cuarto interior en la situación concentrada utilizaron estrategias compensatorias diferentes: PT recurre a las interferencias por el alimento, mientras que CT y MM recurren al alimento que suministran los visitantes.

Por otro lado, STR podría ser el mejor representante de una estrategia que no implica obtener alimento mediante interferencias o a partir de los visitantes (de las que presentaba bajas frecuencias), sino que consiste en esperar a que cuarto interior quede libre y mientras "recolectar" trozos de alimento en el recinto exterior, ya que presentaba latencias de acceso al alimento en el cuarto interior relativamente altas, aunque las latencias en la situación concentrada fueran bajas, hecho que indica que en esta situación obtenía alimento en el recinto exterior. La utilización de esta estrategia podría deberse al alto número de hembras que posee, y por ello STR no entraría en el cuarto interior para evitar la teórica "inseguridad" (utilizando el sentido de Kummer) que le supondría entremezclar sus seis hembras con el resto de los harenes dentro del pequeño cuarto interior, quedándose en el exterior donde se va alimentando de comida que se le caen a otros individuos o de pequeños restos sobrantes.

El macho OCH se caracterizó por tener valores medios en las latencias de acceso al alimento en el cuarto interior, en las interferencias por el alimento y en la obtención de alimento a partir de los visitantes, estrategia que se podría

considerar "oportunista".

También fue interesante la distinta utilización de cada zona del recinto exterior en las distintas situaciones y, a nivel descriptivo, por los distintos machos. En la situación concentrada la zona del recinto exterior más utilizada por los machos (excepto por AR y MS) fue la zona NE. Esto se debió a la mayor proximidad de esta zona de la puerta del cuarto interior y por ello la zona con mayor cantidad de alimento que otros individuos sacaban al exterior. En este sentido se la podría denominar "zona preferente" de la zona exterior en la situación concentrada. Las zonas NO, SO y SE que en principio serían "zonas no preferentes", teóricamente deberían ser utilizadas por igual, aunque los resultados indicaron, sin contrastes estadísticos, diferencias en cuanto a su utilización para alimentarse en los distintos machos.

Desde un punto de vista anecdótico se observó que algunos individuos de la colonia se alimentaban de hojas que caían de árboles próximos al foso, como eran las grandes hojas lobuladas de los *Firmaria simplex* (árboles de origen asiático) y las acículas de los *Pinus pinea*. Este último hecho es inexplicable debido al nulo valor nutritivo de estas acículas, aunque posiblemente tuvieran una función más digestiva que nutritiva. Esta es la explicación encontrada a la ingestión de madera por muchos individuos de la colonia de babuinos del Deutsches Primatenzentrum de Göttingen (Gore, com. pers.)

Conflicto de los machos entre alimentarse y controlar

Cada intervalo de alimentación nos indicaba el número de veces que el macho comía ininterrumpidamente (de una sola "sentada"), mientras que su duración hacía referencia al tiempo que cada animal podía dedicar a la alimentación sin interrupciones. Un estudio con babuinos amarillos (*Papio cynocephalus*) en Amboseli observó que las interrupciones en los intervalos alimenticios eran menores en los machos de mayor edad y que éstos tenían mayor duración (Post *et al.*, 1980). Según Slatkin (1975) y Slatkin y Hausfater (1976), también con babuinos amarillos, el número y duración de los feeding bouts están afectados por el tamaño y distribución de las parcelas alimenticias, las interacciones sociales de otros individuos y el número de individuos que tienen que compartir la misma parcela de alimento.

Además de la influencia de la distribución del alimento, que indudablemente afectaría al número y duración de los intervalos, podemos esperar a partir de los resultados obtenidos con babuinos amarillos, que los machos de mayor edad tuvieran menos interrupciones (o menores frecuencias de intervalos alimenticios) e intervalos alimenticios más largos que los de menor edad.

Pero existe un factor que pudiera motivar la interrupción en la alimentación como puede ser el control del macho a sus hembras. Al respecto planteamos que en los machos

puede surgir el conflicto entre comer o controlar, por lo que los machos más controladores deberían tener menores tiempos de alimentación, mayores intervalos alimenticios y de menor duración que los machos menos controladores. Aunque sin referirnos a los rangos de dominancia, esta hipótesis concuerda con la planteada por Iwamoto (1987) con macacos japoneses (*Macaca fuscata*) al apuntar, ya que reconoce que le faltan datos estadísticos, que la estrategia del macho dominante sería minimizar los tiempos de alimentación para dedicar más tiempo a actividades controladoras de la tropa.

Existió una correlación negativa de los índices de proximidad espacial con los tiempos de alimentación y la duración de intervalos de alimentación, resultados que apuntan a una mayor rapidez de la alimentación en los machos con harenes más cohesivos. También se realizaron correlaciones con las conductas cohesivas o controladoras de los machos descritas en la literatura de babuinos híbridos: pastoreo (Kummer *et al.*, 1970, Nagel, 1971 y 1973), espulgamiento y seguimiento (Müller, 1980; Sugawara, 1982 y 1988). Se obtuvo en ambas situaciones de alimentación una correlación negativa entre el número de intervalos de alimentación con los espulgamientos (frecuencias y tiempos de duración) y positiva con los seguimientos activos de los machos. Estos resultados indicaron que estas conductas cohesivas de los machos implicaron disminuir los tiempos dedicados a la alimentación. Los pastoreos, siendo otra de las conductas cohesivas de los machos, no correlacionaron con

ninguna variable alimenticia de las tratadas. Estos resultados concordarían con los obtenidos en las correlaciones con la edad ya que, al menos en la situación concentrada, los machos de mayor edad, que resultaron ser los más controladores y con harenes más cohesivos, tenían menores tiempos de alimentación e intervalos de alimentación más cortos que los machos más jóvenes y menos controladores. Estos resultados contradicen los obtenidos por Post *et al.*, 1980 con babuinos amarillos, debido a que los machos de estos primates no forman harenes y por tanto no controlan hembras, pudiendo por ello dedicar más tiempo a la alimentación.

En cambio nuestros resultados, aunque sin referirnos a los rangos de dominancia, estarían de acuerdo con la esencia de la hipótesis de Iwamoto, ya que, obtuvimos correlaciones negativas entre los tiempos de alimentación, el número y la duración de los intervalos de alimentación con las frecuencias y tiempos de espulgamiento de los machos, por lo que se puede concluir que los machos más controladores minimizan el tiempo dedicado a la alimentación.

INFLUENCIA DE LA DISTRIBUCION DEL ALIMENTO EN LAS CONDUCTAS COHESIVAS DE LOS MACHOS Y DE LAS HEMBRAS

Anteriormente se discutió la repercusión de la distinta distribución del alimento en la cohesión espacial de los harenes y como esta influía en la competición por el alimento

y en el comportamiento social de los machos con el fin de mantener la cohesión del harén. Dado que la cohesión espacial de los harenes varió en las situaciones concentrada y dispersa, esperábamos que también lo hicieran las conductas cohesivas de los machos (pastoreo, espulgamiento y seguimiento antes mencionadas) y/o de las hembras (espulgamiento y seguimiento) para mantener la integridad del harén en las distintas situaciones.

Respecto al papel de los machos, los resultados obtenidos indicaron que las variaciones de los índices de proximidad intraharén en la situación concentrada y dispersa no repercutieron en un mayor o menor control de éstos sobre sus hembras para mantener la integridad del harén en las distintas situaciones, ya que las frecuencias de pastoreo, el seguimiento y el espulgamiento activo de los machos no variaron en ambas situaciones. Las diferencias se encontraron en las propias características de los machos: unos parecen ser más controladores que otros y esto se cumple independientemente de la situación que se trate. Lo que sí difirió fue la correlación de las distintas conductas cohesivas con los índices de proximidad espacial intraharén en cada una de las situaciones, ya que los mismos comportamientos en una situación correlacionaban con los índices de proximidad espacial, mientras que en otras situaciones no había ninguna correlación. Por un lado, el pastoreo correlacionó con la cohesión espacial en la situación control pero no en las situaciones concentrada y

dispersa. Por otro lado, el espulgamiento de los machos (tanto las frecuencias como los tiempos) correlacionaron con la cohesión espacial en las situaciones concentrada y control, pero no en la dispersa, mientras que el seguimiento de los machos no correlacionó con la cohesión espacial en ninguna de las situaciones. Esto nos indicó que los comportamientos cohesivos (excluyendo el seguimiento) de los machos tenían distinto "éxito controlador" en las distintas situaciones.

Las frecuencias de pastoreo no variaron en las distintas situaciones estudiadas, resultado que indica que este comportamiento fue utilizado por los machos independientemente de la presencia de alimento, aunque sí presentó una correlación positiva con la edad de los machos. El pastoreo, siendo el comportamiento cohesivo típico de los machos hamadríades (Kummer, 1968), apenas fue efectuado por algunos machos (PT, MM y OCH), posiblemente debido a la influencia de la hibridación, ya que Nagel (1973) en un estudio sobre híbridos de *P. hamadryas* x *P. anubis* sugiere que la técnica del pastoreo de hamadríades pierde eficacia y se torna incompleta debido a la entrada de genes anubis, aunque no hace comparaciones en el pastoreo en grupos con distinto grado de hibridación. Sugawara (1988) no encontró diferencias significativas al comparar las conductas agresivas de los machos hacia las hembras en los machos híbridos "tipo hamadríade" y los del "tipo anubis", por lo que arguye que los principales comportamientos cohesivos de

los machos serían el espulgamiento y el seguimiento persistente a las hembras y no los comportamientos agresivos de los machos a las hembras. Aunque él obtiene 2 pastoreos ("mordisco en el cuello" en el sentido Kummer, 1968) de los híbridos "tipo anubis" frente a 15 de los híbridos "tipo hamadriade" no obtiene diferencias significativas al comparar las conductas agresivas de los machos hacia las hembras ya que en esta categoría considera conjuntamente cuatro comportamientos ("abrazarse", "acurrucarse encima", "mordisco en el cuello o en el hombro" e "inspeccionar genitales"). Ante esta extraña agrupación de comportamientos para comparar los comportamientos agresivos de los machos para mantener la cohesión del harén, los resultados obtenidos por Müller (1980) al comparar las frecuencias de pastoreo en grupos "tipo hamadriades" y "tipo anubis" son algo más esclarecedores: "los machos híbridos con apariencia predominantemente anubis (índices de hibridación 9-15) presentaron menores frecuencias de pastoreo a las hembras que los machos híbridos con apariencia predominante de hamadryas (índices de hibridación 1-8). Sin embargo no se encontraron diferencias significativas en las frecuencias de pastoreo entre las clases de hibridación "9-15" y "1-8",....(pág. 34).

Por tanto, los bajos valores relativos del pastoreo en los machos PT, MM y OCH no puede ser justificado por diferencias en el grado de hibridación. Aunque otra posibilidad es que sea debido a la menor experiencia de estos machos debida a la edad. Respecto a la "eficacia" del

pastoreo, los resultados obtenidos mediante la proporción de fracasos en relación a los pastoreos iniciados (véase los resultados obtenidos respecto al pastoreo) nos indicaron, a un nivel descriptivo, grandes diferencias en eficacia ya que algunos machos presentaban fracasos del 60, 41 y 40 % (PT, MM y OCH respectivamente) y otros del 14 y 15 % (CT y MS). Estos resultados demuestran, como indica Nagel (1973), que una de las consecuencias de la hibridación radica en la pérdida de eficacia en el comportamiento de pastoreo en los machos híbridos.

Respecto a otros comportamientos cohesivos de los machos descritos en la literatura de babuinos híbridos, Müller (1980) y Sugawara (1979, 1982 y 1988) proponen que tanto el espulgamiento como el seguimiento activo de los machos contribuye a una mayor cohesión espacial en los babuinos híbridos, aunque nuestros resultados indicaron que únicamente el espulgamiento del macho correlacionaba con los índices de proximidad espacial, tanto en la situación concentrada como en la control. En cambio, el seguimiento activo no tuvo ninguna correlación significativa con los índices de proximidad espacial en ninguna de las situaciones.

Tanto las frecuencias de los seguimientos como los espulgamientos activos de los machos no presentaron diferencias significativas al comparar la situación concentrada con la dispersa. Por tanto, si ninguno de los comportamientos cohesivos de los machos varió en ambas

situaciones de alimentación y si lo hizo la cohesión espacial de los harenes, cabría preguntarse que tal vez el papel de las hembras en la cohesión espacial del harén fuera determinante. Por ello pasamos a describir los comportamientos cohesivos recibidos por los machos. El único comportamiento que tuvo correlación con los índices de proximidad en las tres situaciones ha resultado ser el seguimiento receptor de los machos, especialmente en las situaciones control y dispersa. Concretamente en esta última situación, el seguimiento receptor ha sido el único comportamiento que ha correlacionado significativamente con los índices de proximidad espacial, mientras que en esta misma situación, ninguna de las conductas cohesivas de los machos ha correlacionado con dichos índices. Esto apunta a la participación activa de las hembras mediante el seguimiento en la cohesión espacial del harén. La correlación entre el pastoreo y el seguimiento recibido (Spearman $r_s = .158$, $p = .000$, $N = 1951$), indicó que los machos más pastoreadores fueron seguidos por sus hembras en más ocasiones que los que lo hicieron en menos ocasiones. Esto coincide con las secuencias de comportamiento descritas por Sugawara (1988), en las que el pastoreo del macho conlleva en las hembras el seguimiento. Por tanto, aunque la participación de las hembras en la cohesión espacial mediante el seguimiento al macho es indudable, este comportamiento es la consecuencia del pastoreo que previamente ha realizado el macho.

Comparando los espulgamientos y seguimientos de las

hembras en las situaciones concentrada y dispersa, sólo existen diferencias significativas en las duraciones de los espulgamientos recibidos por los machos, siendo estos valores superiores en la situación dispersa que en la concentrada. Este resultado es contradictorio con el obtenido en la cohesión espacial: ¿cómo es posible que los tiempos de espulgamiento que reciben los machos sea superior en la situación dispersa respecto de la situación concentrada, si en la primera situación la cohesión espacial es menor que en la segunda y el resto de conductas cohesivas no presentó diferencias entre ambas situaciones? Una posible explicación sería que la cohesión espacial entre los miembros de un harén no se deba exclusivamente a conductas cohesivas sino al "mutuo interés" que tengan el macho líder de tener próximas a sus hembras y el interés de éstas en permanecer en proximidad al macho según lo expuesto con anterioridad. Al macho le puede interesar la proximidad de sus hembras y crías para una mejor protección de su posible descendencia (maximizar su eficacia inclusiva) y tener lo más lejos posible a otros machos que son vecinos y potenciales competidores (Kummer *et al.*, 1978). El interés de las hembras podría radicar en asegurar su ingesta de alimento (y el de sus crías) y para ello utiliza estrategias distintas. Estas estrategias, como lo indicaron nuestros resultados, fueron en la situación de alimento concentrado estar próximas al macho líder y en la situación dispersa una menor asociación espacial con los miembros de su harén. Los menores índices de proximidad encontrados en la situación concentrada así lo

demuestran, pero la mayor o menor proximidad en las distintas situaciones no quiere decir que los individuos varíen por ello las frecuencias de los comportamientos cohesivos, sino que la proximidad puede realizarse simplemente estando cerca, aunque sea, por ejemplo, con inactividad (en dicha inactividad no se descarta un "control visual" del macho líder). Sugawara con babuinos híbridos (1988) expone que la cohesión espacial del harén está basada en la tendencia de las hembras a estar próximas al macho la cual está provocada por la "atención visual" hacia sus hembras.

INFLUENCIA DE LA DISTRIBUCION DEL ALIMENTO EN LAS CONDUCTAS AGONISTICAS DE LOS MACHOS

La competición por recursos alimenticios restringidos es una causa común de agresiones en primates (Belzung y Anderson, 1986), siendo éstas entre individuos de distintos grupos (por ej. Kawanaka, 1973 con macacos japoneses) o del mismo grupo (por ej. Southwick et al., 1976 con macacos rhesus). Estudios en los cuales se ha variado la distribución del alimento comprobaron que el alimento concentrado en un lugar elevaba las frecuencias de los comportamientos agresivos respecto al alimento disperso o disponible en varios lugares (Belzung y Anderson, 1986 y Southwick, 1967 con macacos rhesus; Boccia et al., 1988 con macacos bonnet; Gil Burmann y Peláez, 1990 con babuinos híbridos; Tardif y Richter, 1981 con calitrícidos). El modelo de van Schaik

(1989) también preveía menores frecuencias de comportamientos agresivos en la situación dispersa que en la situación concentrada debido a que en la primera situación, la competición por el alimento sería de tipo indirecto (scramble), mientras que en la situación concentrada sería de tipo directo (contest).

En base al modelo de van Schaik (1989) y de los resultados encontrados por los autores anteriormente mencionados, nuestras hipótesis al respecto apuntaban a la variación de las frecuencias de conductas agonísticas al comparar la situación concentrada con la dispersa. Pero estas hipótesis fueron incorrectas ya que no hubo diferencias en las frecuencias de comportamientos agonísticos en la situación concentrada respecto de la dispersa cuando se consideraron los tres períodos de observación, aunque si teníamos en cuenta únicamente el primer período, los resultados que obtuvimos indicaron mayores frecuencias de comportamientos agresivos (con y sin contacto) y tiempos de tensión en la situación dispersa.

Dichos resultados también contradicen los obtenidos por algunos autores (por ej. Belzung y Anderson, 1986; Boccia et al., 1988, ambos con macacos), ya que observaron mayores frecuencias de comportamientos agonísticos (agresiones con contacto en Gil Burmann y Peláez, 1990) en la situación concentrada que en la dispersa.

Una posible aclaración podría estar en que el alimento concentrado y por tanto monopolizable disminuiría las frecuencias de las agresiones debidas a la dominancia. En este sentido Belzung y Anderson (1986) con macacos sugieren que los individuos "dominantes" obtienen el alimento mediante agresiones o simplemente estando cerca de los recursos alimenticios y controlando su acceso. Por el contrario, los individuos subordinados evitarían a los individuos dominantes que defienden la fuente alimenticia. Esto explicaría la reducción de los episodios agresivos en la situación concentrada respecto a la dispersa. Otro factor que influye conjuntamente con la distribución del alimento es el factor cualitativo, ya que Belzung y Anderson (1986) encontraron las mayores frecuencias agresivas en la situación en la que se dispersaba el alimento de mejor calidad (plátanos), siendo los individuos de medio y bajo rango los que participaban en las agresiones. Por tanto, el efecto de la distinta forma de distribución del alimento en la competición no debe manifestarse en todos los casos mediante las agresiones ya que la dominancia "sirve" precisamente para evitarlas. De todas formas Kummer (1968) y Wrangham (1980) apuntaron que las agresiones surgidas ante los recursos alimenticios no se deben a una competición por el alimento sino que pueden estar enmascaradas por causas sociales.

Un ejemplo de esta aparente competición directa por el alimento podría ser el experimento de Kummer (1968) en el que llenaba una pila de comida (equivalente a nuestra situación

concentrada), situación que creaba en los machos un incremento de los comportamientos agresivos, posiblemente debido a la aparente "inseguridad" de los machos en la posesión de sus hembras al juntarse y entremezclarse los distintos harenes (Kummer, 1968). Nosotros pensamos que obtuvimos el mismo efecto de "inseguridad" en los machos al dispersar el alimento. La dispersión del alimento condujo a una dispersión de las hembras y esta situación conllevó en los machos una elevación de las frecuencias de los comportamientos agonísticos y los tiempos de tensión. En nuestra situación concentrada, el distinto orden de acceso al cuarto interior parece ser que evitó que los harenes se juntaran y entremezclaran, reduciendo así las frecuencias de comportamientos agresivos en los machos. Esto concuerda con lo expresado por Goss-Custard *et al.* (1972) al afirmar que el macho líder del harén ante los recursos alimenticios debería minimizar la competición intergrupala mediante la separación espacial con otros individuos. Por tanto queda claro como una aparente competición por el alimento puede estar enmascarada por causas meramente sociales y no alimentarias.

En nuestro caso consideramos causas sociales y no alimentarias a aquellas que no presentaron diferencias significativas al comparar las situaciones control con la experimental, ya que nos indicó que la presencia de alimento, independientemente de su distribución, no influyó en las variables estudiadas.

Estas causas meramente sociales y no alimentarias podrían justificar que en el estudio sobre los comportamientos agonísticos realizado en la colonia de babuinos del Zoo de Madrid en 1989 (véase Gil Burmann y Peláez, 1990) en las situaciones concentrada y dispersa, se obtuvieran mayores frecuencias de agresiones con contacto en la situación concentrada que en la dispersa que principalmente se debieron a las altas frecuencias de agresiones de un sólo macho, cuando en éste presente estudio no se encontraron diferencias significativas al comparar las mismas agresiones en ambas situaciones, siendo en todo caso las frecuencias superiores en la situación dispersa cuando se tenía en cuenta únicamente el primer período de observación. Al comparar las frecuencias de los comportamientos agresivos (con y sin contacto) y los tiempos de tensión en las situaciones control, concentrada y dispersa considerando los tres períodos de observación, obtuvimos frecuencias similares en las tres situaciones, hecho que corrobora la no influencia de la presencia de alimento en el motivo de las agresiones, así como el origen social y no alimentario de las agresiones como proponen Kummer (1968) y Wrangham (1980).

Respecto a los desplazamientos, convendría recordar que estos se anotaban sólo cuando los individuos no estaban alimentándose para poderlo distinguir de las interferencias por el alimento. Los resultados obtenidos nos indicaron que las frecuencias de los desplazamientos no fueron diferentes en las tres situaciones estudiadas. Estos resultados nos

confirmaron que los desplazamientos tenían el componente social antes aludido (por ej. demostración de un mayor rango social, véase Peláez, 1983).

La correlación negativa entre los desplazamientos y la edad de los machos apunta a que los machos que mayor número de desplazamientos realizaron fueron los machos adultos de menor edad (los nuevos líderes), siendo los receptores de los desplazamientos principalmente los machos subadultos, las hembras y los juveniles. En cambio estos machos apenas desplazaron, en valores relativos, a machos adultos de mayor edad. Si comparamos las distintas clases de edad/sexo, los machos adultos no fueron nunca desplazados por otros individuos que no fueran otros machos adultos y, lógicamente, ellos fueron los que desplazaron a machos subadultos y hembras. Dentro de la clase de los machos adultos se aprecia la tendencia de que los machos de mayor edad son los que más desplazaban y la de los machos más jóvenes los que más desplazamientos recibían de otros machos de mayor edad, aunque no disponemos de contrastes estadísticos que lo confirmen.

Respecto a los comportamientos de saludo, las frecuencias no difirieron en las distintas situaciones estudiadas, por lo que siguiendo el razonamiento anteriormente expuesto sobre el componente social o alimentario, los saludos parecen corresponder al tipo social al no estar afectados por la presencia o ausencia de

alimento. Nosotros pensábamos que como comportamiento de reconciliación (de Waal y Hoekstra, 1980; de Waal y Yoshihara, 1983), los saludos serían más frecuentes en la situación y período que presentaran mayores frecuencias de comportamientos agresivos, concretamente en el primer período de la situación dispersa, aunque los resultados obtenidos no indicaron diferencias significativas en las frecuencias de los saludos entre las situaciones concentrada y dispersa en el mencionado primer período.

La correlación negativa entre la edad de los machos con los saludos coincidió con la obtenida con la de los desplazamientos. Estos resultados apuntan a que los machos más jóvenes desplazaban más frecuentemente a hembras y juveniles y evitaban ser desplazados por los machos de mayor edad mediante comportamientos de saludo.

INFLUENCIA DE LA DISTRIBUCION DEL ALIMENTO EN LOS PATRONES DE ACTIVIDAD

Como se ha mencionado anteriormente, la locomoción representa un gasto energético que tendría como consecuencia un beneficio determinado, como por ejemplo, una mayor obtención de alimento. En este sentido nuestras hipótesis predecían mayores niveles de locomoción en la situación dispersa debido a que la propia dispersión del alimento obligaría a los machos a recorrer más espacio para su

obtención, en relación a la situación de alimento concentrado. Nuestros resultados indicaron que los tiempos dedicados a la locomoción en los machos adultos fueron superiores en la situación control que en ambas situaciones de alimentación, por lo que la causa no parecía ser un beneficio alimentario.

Iwamoto (1987) con macacos japoneses plantea la hipótesis de que los machos más controladores dedicarían más tiempo a la locomoción, aunque esto no coincidió con nuestros resultados, ya que en nuestro caso los machos que más tiempo dedicaron a la locomoción fueron los más jóvenes, mientras que los machos más controladores fueron los de mayor edad. De ello se deduce que la locomoción en nuestro caso no tenía la finalidad de obtener alimento ni la de controlar a las hembras, aunque desconocemos los factores pudieran motivar la locomoción en los machos.

Respecto a la inactividad, en la situación control el tiempo dedicado a ella fue mayor que en la situación experimental, debido seguramente a que en las situaciones de alimentación, los líderes dedicarían más tiempo a la obtención de alimento que a la inactividad. Respecto a los machos, no existió correlación significativa entre los tiempos de inactividad y la edad.

COMPONENTE TEMPORAL DE LOS COMPORTAMIENTOS

Otra de las variables independientes utilizadas, además de la situación, fue la de los períodos de observación. Los tres períodos en los que se dividió cada sesión de observación de las situaciones concentrada y dispersa, nos debía indicar alguna diferencia de carácter temporal de las conductas de los machos. De ellos, el primer período tendría la virtud de informarnos sobre los comportamientos originados por el suministro el alimento, ya que pensábamos que éste tendría suma importancia si presentaba diferencias respecto al segundo y tercero. También se utilizó el primer período para hacer comparaciones entre ambas situaciones, pensando que las situaciones serían diferentes si teníamos en cuenta únicamente este período, como luego se confirmó.

Los resultados indicaron que muchos comportamientos variaron en los tres períodos, pudiéndose clasificar en dos grupos: los que presentaron (significativamente) los valores más altos en el primer período y los que lo fueron en el segundo y tercero. Entre estos últimos períodos las frecuencias de los comportamientos no presentaron (con alguna excepción) ninguna diferencia.

Los comportamientos más frecuentes en el primer período fueron los seguimientos recibidos de las hembras, las agresiones sin contacto (actor y receptor), la tensión, los saludos y todas las conductas alimenticias con la excepción

de la suministrada por los visitantes y los tiempos de alimentación en la zona de las isletas. Por tanto este primer período se caracteriza por ser, en términos generales, de alimentación y agonístico.

Los comportamientos que presentaron los mayores valores en el segundo y tercer período fueron las frecuencias y tiempos de los espulgamientos (actor y receptor), los tiempos de inactividad y la alimentación suministrada por los visitantes y los tiempos de alimentación en la zona de isletas, estando por ello caracterizados principalmente por comportamientos afiliativos e inactividad. Curiosamente en estos comportamientos, las frecuencias del segundo y tercer período de la situación experimental fueron similares (a nivel descriptivo) a los de la situación control.

Por ello se quiere resaltar, en función de los resultados obtenidos y con vistas a futuras investigaciones sobre la influencia de la forma de distribución del alimento en el comportamiento de los babuinos, que los principales efectos de dicha distribución se manifiestan al comienzo de la observación, en nuestro caso en el primer período (los primeros 35 min), disminuyendo este efecto a medida que continúa la observación, aún en presencia de alimento.

HIBRIDACION

Una de las características de los machos focales utilizados en este estudio es que se trata de babuinos híbridos, hecho que indudablemente influye en el comportamiento de los machos. Aunque en la literatura se describe la influencia de la hibridación en diversos aspectos aquí tratados, como son estructura social, comportamientos de cohesión, etc. (por ej. Müller, 1980; Nagel, 1971 y 1973; Sugawara, 1988), existe el problema de la cuantificación tanto del grado de hibridación como de los comportamientos realizados por los machos. Estos trabajos mencionados fueron realizados con machos híbridos de *Papio hamadryas* y de *Papio anubis* en Etiopía y sirvieron para poder clasificar los machos híbridos en "tipo hamadriade" o "tipo anubis" (véase el apartado Hibridación en babuinos). Nosotros no pudimos establecer este índice de hibridación (muy a nuestro pesar) ya que en la colonia de babuinos del Zoo de Madrid la hibridación es entre estas dos "especies" mencionadas y *Papio cynocephalus* (véase por ej. Colmenares, 1986; Naranjo, 1985; Peláez, 1983). Por ello, establecer un índice de hibridación morfológico de machos procedentes de tres especies distintas no tendría mucha validez.

Otra de las características que nos podía ayudar en la clasificación de los machos híbridos, por lo menos en su mayor o menor proximidad a las especies originales, fue la estructura social de estos grupos. Tanto los babuinos

cinocéfalos como los anubis tienen la misma estructura social (tipo multimacho), mientras que los hamadriades tienen una estructura social tipo harén. Por tanto en nuestro caso se podría decir que contamos con híbridos de estructuras sociales harén x multimacho. Los resultados obtenidos mediante el análisis de cluster indicaron que en la colonia de Madrid los grupos corresponden a harenes y los machos corresponderían al "tipo hamadriade" expuesto anteriormente, ya que éstos forman pocos harenes de muchas hembras, muchos harenes de pocas hembras y parejas (Nagel, 1973).

Otra de las características de los machos híbridos "tipo hamadriade" se refiere al comportamiento social, que principalmente vendría definido por el pastoreo, la dirección del espulgamiento y el seguimiento (Nagel, 1973 y Sugawara, 1988). Como resumen (véase Hibridación en babuinos) se podría decir que cuanto más hamadriade es el macho híbrido, más eficaz será la técnica de pastoreo, mayor será la proporción de espulgamiento recibido en función del realizado por el macho, y mayor será la proporción de veces que el macho es seguido en función de lo que él sigue a sus hembras.

También existieron diferencias en la proporción de espulgamientos realizados o recibidos por el macho. Utilizando los tiempos de espulgamiento, ya que en este sentido son más informativos que las frecuencias, obtuvimos proporciones de actor:receptor de 1:13 (MM), 1:7 (PT), 1:4 (STR), 1:3 (MS y CT) y 1:2 (AR y OCH). Se puede observar que

todos los machos son espulgados por lo menos el doble de tiempo de lo que ellos espulgan a sus hembras, hecho que corrobora la mayor proximidad al patrón hamadriade que al anubis referente a la dirección del espulgamiento.

Respecto a la proporción de seguimientos de los machos en función de ser actor:receptor, la proporción fue 1:25 (MS), 1:6 (STR), 1:3 (CT y OCH), 1:2 (MS y PT) y 1:1 (AR y MM), pudiendo concluir que todos los machos (incluidos los de la proporción 1:1) fueron más frecuentemente seguidos de lo que ellos lo realizaron, comportamiento característico del "tipo hamadriade".

Como conclusión se podría afirmar en función de la asociación espacial y los comportamientos sociales analizados, que los machos híbridos del Zoo de Madrid podrían clasificarse como "tipo hamadriade". En medida de lo posible, no se descarta para futuras investigaciones la posibilidad de establecer una clasificación del grado de hibridación en base a las características genéticas de los individuos.

CONCLUSIONES

- 1) En base a criterios espaciales y sociales, la colonia de babuinos está formada por ocho harenes, una unidad inicial y un macho subadulto solitario.
- 2) La forma de distribución del alimento influyó en la cohesión espacial. Los harenes fueron más cohesivos (mayor proximidad espacial) en la situación concentrada que en la dispersa, teniendo en la situación control valores intermedios.
- 3) La cohesión espacial de los harenes está correlacionada positivamente con la edad de los machos.
- 4) Las conductas cohesivas de los machos (pastoreo, espulgamiento y seguimiento) no variaron en las distintas situaciones. Las diferencias se encontraron en los propios machos ya que unos fueron más controladores que otros.
- 5) De estas conductas cohesivas de los machos, el seguimiento no correlacionó en ninguna de las situaciones con los índices de proximidad espacial. En cambio el seguimiento de las hembras a los machos fue el único comportamiento que sí correlacionó en las tres situaciones, hecho que indica la participación de las hembras en la cohesión del harén.

6) La influencia de la forma de distribución del alimento únicamente se manifestó al comienzo de la observación (primer período) en las conductas de los machos, pudiéndosele considerar como un período agonístico y de alimentación.

7) Las frecuencias de las agresiones con contacto y los tiempos de tensión fueron superiores en el primer período de la situación dispersa, posiblemente debido a una mayor "inseguridad" de los machos en el control de las hembras del harén y/o al establecimiento de un orden de acceso al alimento en la situación concentrada.

8) La locomoción y la inactividad fueron superiores en la situación control que en la situación experimental. Por tanto la locomoción no era motivada por un beneficio alimentario.

9) En la situación dispersa los machos comen más rápidamente que en la concentrada, ya que los tiempos de alimentación y la duración de los intervalos alimenticios fueron superiores en la segunda situación.

10) Los machos de más edad dedicaron más tiempo al control de las hembras para mantener la integridad del harén disminuyendo los tiempos dedicados a la alimentación.

11) Las estrategias de los machos para la obtención del alimento variaron en las situaciones concentrada y dispersa.

12) Los machos de más edad tenían un mejor acceso al alimento en la situación concentrada que además parece ser que monopolizaban. Los machos con menor acceso recurrían a diversas estrategias compensatorias para la obtención de alimento como eran comer en otros lugares, en otras fuentes de alimentación o mediante interferencias a otros individuos.

UAM
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA
DE MEXICO
BIBLIOTECA DE
PSICOLOGIA

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ABEGGLEN, J.J. (1984). *On socialization in hamadryas baboons*. Londres, Associated University Presses, Inc.
- ALDENDERFER, M.S. y BLASHFIELD, R.K. (1984). *Cluster Analysis*. Series: Quantitative Applications in the Social Sciences. Vol. 44. Londres, Sage University Paper.
- ALEXANDER, R.D. (1974). The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 321-383.
- ALTMANN, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior*, 49: 229-267.
- ALTMANN, S.A. (1979). Baboon progressions: order or chaos? A study of one-dimensional group geometry. *Animal Behaviour*, 27: 46-80.
- ALTMANN, S.A. y ALTMANN, J. (1970). Baboon ecology. *Bibliotheca Primatologica*, 12: 1-220.
- BARTON, R.A. (1989). Foraging strategies, diet and competition in olive baboons. Tesis doctoral. Universidad de St. Andrews.
- BELZUNG, C. y ANDERSON, J.R. (1986). Social rank and responses to feeding competition in rhesus monkeys. *Behav. Proc.*, 12: 307-316.
- BERCOVITCH, F.B. (1983). Time budgets and consortships in olive baboons (*Papio anubis*). *Folia primatologica*, 41: 180-190.
- BERNSTEIN, I.S. y EHARDT, C.L. (1985a). Intragroup agonistic behaviour in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *International Journal of Primatology*, 6 (3): 209-226.
- BERNSTEIN, I.S. y EHARDT, C.L. (1985b). Age-sex differences in the expresion of agonistic behaviour in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) groups. *Journal of Comparative Psychology*, 99 (2): 115-132.
- BERNSTEIN, I.S. y GORDON, T.P. (1980). The social component of dominance relationships in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Animal Behaviour*, 28 (4): 1033-1039.
- BERNSTEIN, I.S. y MASON, W.A. (1963). Group formation by rhesus monkeys. *Animal Behaviour*, 11 (1): 28-31.
- BERNSTEIN, I.S. y SHARPE, L.G. (1966). Social roles in a rhesus monkey group. *Behaviour*, 26: 91-104.

- BERNSTEIN, I.S. y WILLIAMS, L.E. (Eds.) (1986). The study of social organization. En *Comparative Primate Biology*, Vol 2 A: *Behavior, Conservation and Ecology*. Pp. 195-213. Nueva York, Alan R. Liss, Inc.
- BOCCIA, M.L., LAUDENSLAGER, M. y REITE, M. (1988). Food distribution, dominance, and aggressive behaviors in bonnet macaques. *American Journal of Primatology*, 2: 123-130.
- BOGGESESS, J. (1980). Intermale relations and troop male membership changes in langurs *Presbytis entellus* in Nepal. *International Journal of Primatology*, 1: 233-274.
- BRADBURY, J.W. y VEHRENCAMP, S.L. (1977). Social organization and foraging in emballonurid bats, III mating systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2: 1-17.
- BYRNE, R.W.; WHITEN, A. y HENZI, S.P. (1987). One-male groups and intergroup interactions of mountain baboons. *International Journal of Primatology*, 8 (6): 615-633.
- BYRNE, R.W.; WHITEN, A. y HENZI, S.P. (1990). Social relationship of mountain baboons: leadership and affiliation in a non-female-bonded monkey. *American Journal of Primatology*, 20 (4): 313-329.
- CHALMERS, N.R. (1968). The social behaviour of free-living mangabeys in Uganda. *Folia primatologica*, 8: 263-281.
- CHANCE, M.R.A.; JOWES, E. y SHOSTAK, E. (1977). Factors influencing nursing in *Macaca fascicularis*. *Folia primatologica*, 27: 28-40.
- CHAPPAIS, B. (1983). Dominance, relatedness and the structure of female relationships in rhesus monkeys. En R.A. Hinde (Ed.): *Primate Social Relationships*. Pp. 208-217. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- CHAPPAIS, B. (1988). Experimental matrilineal inheritance of rank in female japanese macaques. *Animal Behaviour*, 36: 1025-1037.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1974). Ecology and feeding behaviour of five sympatric lorises in Gabon. En R. D. Martin; G.A. Doyle y A.C. Walker (Eds.): *Prosimian Biology*. Pp. 135-150. Londres, Academic Press.
- CHIVERS, D.J. (1986). Current issues and new approaches in primate ecology and conservation. En J.G. Else y P.C. Lee (Eds.): *Primate Ecology and Conservation*. Pp. 3-17. Cambridge, Cambridge University Press.

- CLUTTON-BROCK, T.H. (Ed.). (1977). Studies of feeding and ranging behavior in lemurs, monkeys and apes. En *Primate Ecology*. Londres, Academic Press.
- COLMENARES, F. (1986). Estudio etológico de un sistema social de babuinos, *Papio spp.*: comportamiento socio-espacial. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Complutense de Madrid.
- COLMENARES, F. (1987). Ethological study of a social system of baboons, *Papio spp.*: socio-spatial behaviour. *Primate Eye*, 32: 26-27.
- COLMENARES, F. (1990). Greeting behaviour in male baboons, I: communication, reciprocity and symmetry. *Behaviour*, 113 (1-2): 81-116.
- COLVIN, J. (1983). Familiarity, rank and the structure of rhesus male peer networks. En R.A. Hinde (Ed.): *Primate Social Relationships*. Pp. 190-200. Blackwell Scientific Publications.
- CROOK, J.H. (1965). The adaptative significance of avian social organizations. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 14: 181-218.
- CROOK, J.H. (1966). Gelada baboon herd structure and movement: a comparative report. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 18: 237-258.
- CROOK, J.H. (1970a). Social organization and the environment: aspects of contemporary social ethology. *Animal Behaviour*, 18: 197-209.
- CROOK, J.H. (1970b). The socioecology of primates. En J.H. Crook (Ed.): *Social Behaviour in Birds and Mammals*. Pp. 103-106. Londres, Academic Press.
- CROOK, J.H. (1976). Problems of inference in the comparison of animal and human social organizations. En M. von Cranach (Ed.): *Methods of Inference from Animals to Man*. Pp. 238-268. Chicago, Aldine.
- CROOK, J.H. y ALDRICH-BLAKE, P. (1968). Ecological and behavioral contrast between sympatric ground dwelling primates in Ethiopia. *Folia primatologica*, 8: 192-227.
- CROOK, J.H. y GARTLAN, S.S. (1966). Evolution of primate societies. *Nature*, 210: 1200-1203.
- CROOK, J.H.; ELLIS, J.E. y GOSS-CUSTARD, J.D. (1976). Mammalian social systems: structure and function. *Animal Behaviour*, 24: 261-274.

- DATTA, S. (1988). The acquisition of dominance among free-ranging rhesus monkeys sibling. *Animal Behaviour*, 36: 754-772.
- DeVORE, I. (1965). Male dominance and mating behavior in baboons. En F.A. Beach (Ed.): *Sex and Behavior*. Pp. 266-289. Nueva York, John Wiley and Sons.
- DeVORE, I. y HALL, K.L.R. (1965). Baboon ecology. En I. DeVore (Ed.): *Primate Behavior. Field Studies on Monkeys and Apes*. Pp. 20-52. Nueva York, Holt Rinehart and Winston.
- DITTUS, W.P. (1977). The social regulation of population density and age-sex distribution in the toque monkey. *Behaviour*, 63: 281-322.
- DITTUS, W.P.J. (1987). Group fusion among wild toque macaques: an extreme case of intergroup resource competition. *Behaviour*, 100: 248-291.
- DOMENECH I MASSONS, J.M. (1977). *Bioestadística. Métodos estadísticos para investigadores*. Barcelona, Editorial Herder.
- DUNBAR, R.I.M. (1977). Feeding ecology of gelada baboons: a preliminary report. En T.H. Clutton-Brock (Ed.): *Primate Ecology*. Londres, Academic Press.
- DUNBAR, R.I.M. (1988). *Primate Social Systems*. Ithaca, Croom Helm, Beckenham and Cornell University Press.
- EISENBERG, J.F. (1966). The social organization of mammals. *Handb. Zool.*, 10: 1-92.
- EISENBERG, J.F.; MUCKENHIRN, N.A. y RUDRAN, R. (1972). The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, 176: 214-238.
- ELTON, C. y MILLER, R.S. (1954). The ecological survey of animal communities: with a practical system of classifying habitats by structural characters. *J. Ecol.*, 42: 460-496.
- EMLLEN, S.T. y ORING, L. (1977). Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
- FERRARI, S.F. y LOPES FERRARI, M.A. (1989). A re-evaluation of the social organisation of the Callitrichidae, with reference to the ecological differences between genera. *Folia primatologica*, 52: 132-147.
- GALDIKAS, B.M.F. (1985). Orangutan sociality of panging pating. *An. I. Primatol.*, 9: 101-119.

- GARTLAN, J.S. (1973). Influences of phylogeny and ecology on variations in the group organization of primates. *Proceedings of the Fourth International Congress of Primatology, Vol. 1: Precultural Primate Behavior*. Pp. 88-101, 1973. Basilea, Karger.
- GIL BURMANN, C. y PELAEZ, F. (1990). Efecto de la distribución del alimento en el comportamiento agonístico de los machos adultos de una colonia de babuinos. *III Congreso Nacional de Etología*. Pp. 293-300. León, Servicio de Publicaciones de la Universidad de León.
- GILLEAU, F y PALLAUD, B. (1988). Activite alimentaire d'un groupe de babouins (*Papio papio*) vivant en enclos. *Cahiers d'Ethologie Appliquée*, 8 (1): 1-62.
- GIRALDEAU, L.A. (1988). The stable group and the determinants of foraging group size. En C.N. Slobodchikoff (Ed.): *The Ecology of Social Behavior*. Pp. 33-53. Londres, Academic Press.
- GOLDIZEN, D.W. (1987). Facultative polyandry and the role of infant-carrying in wild saddleback tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 20: 99-109.
- GOODALL, J. (1968). The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour Monographs*, 1: 161-311.
- GOSS-CUSTARD, J.D.; DUNBAR, R.I.M. y ALDRICH-BLAKE, F.P.G. (1972). Survival, mating and rearing strategies in the evolution of primate social structure. *Folia primatologica*, 17: 1-19.
- GRAFEN, A. (1986). Inclusive fitness and Hamilton rule. En J.R. Krebs y N.B. Davies (Eds.): *Behavioural Ecology*. Pp. 66-75. Oxford, Blackwell.
- HALL, K.R.L. (1962). The sexual, agonistic and derived social behaviours patterns of the wild chacma baboon, *Papio ursinus*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 139: 283-327.
- HALL, K.R.L. y DE VORE (1965). Baboon social behavior. En I. De Vore (Ed.): *Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes*. Pp. 53-110. Nueva York, Holt, Rinehart and Winston.
- HAMILTON, W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour I, II. *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-52.
- HAMILTON, W.J.III; BUSKIRK, R.E. y BUSKIRK, W.H. (1978). Omnivory and utilitiation of food resources by chacma

baboons, *Papio ursinus*. *American Naturalist*, 112: 911-924.

HANBY, J.P. (1975). The social nexus: problems and solutions in the portrayal of primate social structures. En S. Kondo, M. Kawai, A. Ehara y S. Kawamura (Eds.): *Proceedings of the Symposia of the Fifth Congress of the International Primatological Society*. Nagoya, 1974. Pp. 25-42. Tokio, Japan Science Press.

HANBY, J.P.; ROBERTSON, L.T. y PHOENIX, C.H. (1971). The sexual behavior of a confined troop of japanese macaques. *Folia primatologica*, 16: 123-143.

HARCOURT, S. (1979). Social relationships between adult male and female mountain gorilla with wild. *Animal Behaviour*, 27: 325-342.

HARCOURT, A.H. (1989). Environment, competition and reproductive performance of female monkeys. *Trends Ecol. Evol.*, 4: 101-105.

HARCOURT, A.H. y STEWART, K.J. (1984). Gorillas' time feeding: aspects of methodology, body size, competition and diet. *African Journal of Ecology*, 22: 207-215.

HAUSFATER, G. (1975). Dominance and reproduction in baboons (*Papio cynocephalus*). A quantitative analysis. *Contributions to Primatology*, Vol 7. Basilea, Karger.

HICKMAN, C.P.; ROBERTS, L.S. y HICKMAN, F.M. (1986). *Zoología: Principios Integrales*. Madrid, Interamericana

HINDE, R.A. (1973). On the design of check sheets. *Primates*, 14: 393-406.

HINDE, R.A. (1975). Interactions, relationships and social structure in non-human primates. En S. Kondo, M. Kawai, A. Ehara y S. Kawamura (Eds.): *Proceedings from the Symposia of the Fifth Congress of the International Primatological Society*. Nagoya, 1974. Pp. 13-24. Tokio, Japan Science Press.

HINDE, R.A. (1976a). Interactions, relationships and social structure. *Man*, 11: 1-17.

HINDE, R.A. (1976b). On describing relationships. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 17: 1-19.

HINDE, R.A. (1977). On assessing the bases of partner preferences. *Behaviour*, 62: 1-9.

HINDE, R.A. y STEVENSON-HINDE, J. (1976). Towards understanding relationships: dynamic stability. En P.P.G. Bateson y R.A. Hinde (Eds.): *Growing Points in*

Ethology. Pp. 451-479. Cambridge, Cambridge University Press.

- HLADIK, C.M. (1975). Ecology, diet and social patterning in old and new world primates. En R.H. Tuttle (Ed.): *Socioecology and Psychology of Primates*. Pp. 3-35. La Haya, Mouton.
- ITANI, J. (1975). Twenty years with Mount Takasaki monkeys. En G. Dermont y D. Lindburg (Eds.): *Primate Utilisation and Conservation*. Wiley and Sons.
- IWAMOTO, T. (1987). Feeding strategies of primates in relation to social status. En Y. Ito; J.L. Brown y J. Kikkawa (Eds.): *Animal Societies: Theories and Facts*. Pp. 243-252. Tokio, Japan Scientific Societies Press.
- JANSON, C.H. (1985a). Ecological and social consequences of food competition in brown capuchin monkeys. Tesis doctoral. Universidad de Washington, Seattle.
- JANSON, C.H. (1985b). Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18: 125-138.
- JANSON, C.H. y van SCHAIK, C.P. (1988). Recognizing the many faces of primate food competition: methods. *Behaviour*, 105: 165-186.
- JOLLY, A. (1972). Food. En A. Jolly (Ed.): *The Evolution of Primate Behaviour*, Capítulo 3. Pp. 55-69. Nueva York, Mc Millan.
- KAUMANN, W. (1983). Soziale Strukturen bei einer Zookolonie von Mantelpavianen (*Papio hamadryas*). Tesis doctoral. *Konstanzer Dissertationen*, 40. Constanza, Hartung Gorre Verlag.
- KAUMANN, W.; OLFENBÜTTEL, T.; PUDEL, U.; SCHWIBBE, G.; SCHWIBBE, M. y WOLF, A. (1987). Determinants of feeding behaviour of hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) in captivity. *Primate Report*, 17: 33-43.
- KAWANAKA, K. (1973). Intergroup relations among japanese monkeys. *Primates*, 14: 113-159.
- KLEIN, L.L. y KLEIN, D.J. (1975). Social and ecological contrasts between four taxa of neotropical primates. En R. Tuttle (Ed.): *Socioecology and Psychology of Primates*. La Haya, Mouton.
- KUMMER, H. (1968). *Social Organisation of Hamadryas Baboons*. Chicago, The University of Chicago Press.
- KUMMER, H. y ABEGGLEN, J.J. (1978). Gesellschaftsordnung bei

the Kutai Reserve, East Kalimantan, Indonesia. *Animal Behaviour*, 33: 392-402.

- MORGAN, J.T.; SIMPSON, M.J.A.; HANBY, J.P. y HALL-CRAGGS, J. (1976). Isualizing interaction and sequential data in animal behaviour: theory and application of cluster-analysis methods. *Behaviour*, 56 (1-2): 1-43.
- MORI, A. (1975). Signals found in the grooming interactions of wild Japanese monkeys of the Koshima troop. *Primates*, 16: 107-140.
- MORI, A. (1979). Analysis of population changes by measurement of body weight in the Koshima troop of Japanese monkeys. *Primates*, 20: 371-379.
- MÜLLER, H.U. (1980). Variations of social behavior in a baboon hybrid zone (*Papio anubis* and *Papio hamadryas*) in Ethiopia. Tesis doctoral, Facultad de Filosofía de la Universidad de Zurich.
- NAGEL, U. (1971). Social organization in a baboon hybrid zone. *Proceeding from Third International Congress of Primatology. Zurich, 1970. Vol.3: 48-57. Basilea, Karger.*
- NAGEL, U. (1973). A comparison of anubis baboons, hamadryas baboons and their hybrids at a species border in Ethiopia. *Folia primatologica*, 19: 104-165.
- NAPIER, J.R. y NAPIER, P.H. (Eds.) (1970). *Old World Monkeys: Evolution, Sistematic and Behavior*. Nueva York, Academic Press.
- NARANJO, J.M. (1985). Expresión facial y organización social en una colonia de babuinos cautivos (*Papio hamadryas* x *Papio cynocephalus* y sus híbridos). Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid.
- NARANJO, J.M. (1988). La expresión facial como sistema de comunicación en primates. En J. Balsa y J.M. Santiago (Eds.): *Estudios de Etología*. Pp. 171-177. Madrid, Ediciones de la U.A.M.
- NICHOLSON, A.J. (1967). The self-adjustment of populations to change. *Quantitative Bio*, 22: 577-585.
- NISHIDA, T. (1979). The social structure of chimpanzees of the Mahale mountains. En B.A. Wood; L. Martin y P. Andrews (Eds.): *The Great Apes*. Pp. 1-31. Cambridge, Cambridge University Press.
- NOE, R. (1986). Lasting alliances among adult male savanna baboons. En J.G. Else y P.C. Lee (Eds.): *Primate Ontogeny, Cognition and Social Behaviour*. Pp. 381-392. Nueva York, Cambridge University Press.

- NOE, R. y SLUIJTER, A.A. (1990). Reproductive tactics of male savanna baboons. *Behavior*, 113: 117-170.
- van NOORDWIJK, M.A. y van SCHAIK, C.P. (1987). Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, 35: 577-589.
- NORTON, G.W.; RHINE, R.J.; WYNN, G.W. y WYNN, R.D. (1987). Baboon diet: a five-year study of stability and variability in the plant feeding and habitat of the yellow baboons (*Papio cynocephalus*) of Mikumi Nat. Park, Tanzania. *Folia primatologica*, 48: 78-120.
- OLIVER, J. (1978). Feeding behaviour of olive baboons, *Papio anubis*, at Gombe National Park, Tanzania. Tesis Doctoral, Universidad de Cambridge.
- PACKER, C. (1979). Intertroop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. *Animal Behaviour*, 27: 1-36.
- PARK, T. (1954). Experimental studies of interspecies competition. II. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*. *Physiol. Zool.*, 27: 177-238.
- PELAEZ, F. (1982a). Greeting movements among adult males in a colony of baboons: *Papio hamadryas*, *P. cynocephalus* and their hybrids. *Primates*, 23: 233-244.
- PELAEZ, F. (1982b). Estructura social y conductas de saludos en dos especies de babuinos. *Estudios de Psicología*, 10: 34-52.
- PELAEZ, F. (1983). Organización social de una colonia de babuinos (*Papio*): jerarquía de dominación, movimientos de saludo y grupos sociales de los machos. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Complutense de Madrid.
- POST, D.G. (1982). Feeding behavior of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) in the Amboseli National Park, Kenya. *International Journal of Primatology*, 3: 403-430.
- POST, D.G.; HAUSFATER, G. y Mc CUSKEY, S.A. (1980). Feeding behavior of yellow baboons (*Papio cynocephalus*): relationship to age, gender, and dominance rank. *Folia primatologica*, 34: 170-195.
- RHINE, R.J.; NORTON, G.W.; WYNN, G.M. y WYNN, R.D. (1989). Plant feeding of yellow baboons (*Papio cynocephalus*) in Mikumi National Park, Tanzania, and the relationship between seasonal feeding and immature survival. *International Journal of Primatology*, Vol 10 (4): 319-343.

- RIVERO, H. y COLMENARES, F. (1984). Sociodemographic and social strategic processes in a colony of baboons (*P. hamadryas*, *P. cynocephalus* and their hybrids): factors which affect the organization of a social system independent of the ecology. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales*, 13 (43): 419-434.
- ROWELL, T.E. (1966). Hierarchy in the organization of a captive baboon group. *Animal Behaviour*, 14: 430-443.
- ROWELL, T.E. (1972). Female reproductive cycles and the behavior of baboons and rhesus macaque. En S.A. Altmann (Ed.): *Social Communication Among Primates*. Pp. 15-32. Chicago, Chicago University Press.
- SAAYMAN, G.S. (1971a). Behaviour of the adult males in a troop of free-ranging chacma baboons (*Papio ursinus*). *Folia primatologica*, 15: 36-57.
- SAAYMAN, G.S. (1971b). Grooming behaviour in a troop of free-ranging chacma baboons (*Papio ursinus*). *Folia primatologica*, 16: 161-178.
- SABATER PI, J. (1977). Contribution to the study of alimentation of lowland gorillas in the natural state, in Rio Muni, Republic of Equatorial Guinea (West Africa). *Primates*, 18: 183-204.
- SADE, D.S. (1967). Determinants of dominance in a group of free-ranging rhesus monkeys. En S. Altmann (Ed.): *Social Communications Among Primates*. Pp. 99-114. Chicago, Chicago University Press.
- SAN MARTIN, R. y PARDO MERINO, A. (1989). *Psicoestadística. Contrastes Paramétricos y No Paramétricos*. Madrid, Ediciones Pirámide, SA.
- SAUNDERS, C.D. y HAUSFATER, G. (1988). The functional significance of baboons grooming behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 525: 430-432.
- van SCHAIK, C.P. (1983). Why are diurnal primates living in groups?. *Behaviour*, 87: 120-144.
- van SCHAIK, C.P. (1988). Predation, competitive regimes and female social relationships among gregarious, diurnal primates. *Primate Eye*, 35: 10-11.
- van SCHAIK, C.P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. En V. Standen y R.A. Foley (Eds.): *Comparative Socioecology*. Pp. 195-218. Oxford, Blackwell.

- van SCHAIK, C.P. y van HOOFF, J.A.R.A.M. (1983). On the ultimate causes of primate social systems. *Behaviour*, 85: 91-117.
- va SCHAIK, C.P. y van NOORDWIJK, M.A. (1986). The hidden costs of sociality: intra-group variation in feeding strategies in Sumatran long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behaviour*, 99: 296-315.
- van SCHAIK, C.P. y van NOORDWIJK, M.A. (1988). Scramble and contest in feeding competition among female long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behaviour*, 105: 77-98.
- SEYFARTH, R.M. (1978a). Social relationships among adult male and female baboons: I. Behaviour during sexual consortship. *Behaviour*, 64: 204-226.
- SEYFARTH, R.M. (1980). The distribution of grooming and related behaviours among adult female vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 28 (3): 798-813.
- SEYFARTH, R.M. y CHENEY, D. (1984). Grooming alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature*, 308: 541-543.
- SHOPLAND, J.M. (1987). Food quality spatial deployment, and the intensity of feeding interference in yellow baboons (*Papio cynocephalus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21: 149-156.
- SHOTAKE, T., NOZAWA, K. y TANABE, Y. (1977). Blood protein variations in baboons: I. Gene exchange and genetic distance between *Papio anubis*, *Papio hamadryas*, and their hybrid. *Japan J. Genetics*, 52 (3): 223-237.
- SIEGEL, S. (1972). *Estadística No Paramétrica Aplicada a las Ciencias de la Conducta*. México, Editorial Trillas.
- SIGG, H. (1980). Differentiation of female positions in hamadryas one-male-units. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 53: 265-302.
- SIGG, H. y FALLET, J. (1985). Experiments on respect of possession and property in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*). *Animal Behaviour*, 33: 978-984.
- SIGG, H. y STOLBA, A. (1981). Home range and daily march in a hamadryas baboon troop. *Folia primatologica*, 36: 40-75.
- SIGG, H.; STOLBA, A.; ABEGGLEN, J.J. y DASSER, V. (1982). Life history of hamadryas baboons: physical development, infant mortality, reproductive parameters and family relationships. *Primates*, 23 (4): 473-487.
- SLATKIN, M. (1975). A report on the feeding behavior of two

- east african baboon species. En S. Kondo y M. Kawai (Eds.): *Contemporary Primatology*. Pp. 418-422. Proceedings of the 5 International Congress of Primatology. Basilea, Karger.
- SLATKIN, M. y HAUSFATER, G. (1976). A note on the activities of a solitary male baboon. *Primates*, 17: 311-322.
- SMUTS, B. (1985). *Sex and Friendship in Baboons*. Nueva York, Aldine.
- SMUTS, B. (1987). Sexual competition and mate choice. En B. Smuts; D.L. Cheney; R.M. Seyfarth; R.W. Wrangham y T.T. Struhsaker (Eds.): *Primate Societies*. Pp. 156-189. Chicago, Chicago University Press.
- SMUTS, B. y NICOLSON, N. (1989). Reproduction in wild female olive baboons. *Annual Journal of Primatology*, 19: 229-246.
- SOUTHWICK, C.H. (1967). An experimental study of intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Behaviour*, 28: 182-209.
- SOUTHWICK, C.H.; SIDDIQUI, M.F.; FAROOQUI, M.Y. y PAL, B.C. (1976). Effects of artificial feeding in aggressive behavior of rhesus monkeys in India. *Animal Behaviour*, 24: 11-15.
- STACEY, P.B. (1986). Group size and foraging efficiency in yellow baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18: 175-187.
- STAMMBACH, E. y KUMMER, H. (1982). Individual contributions to a dyadic interaction: an analysis of baboon grooming. *Animal Behaviour*, 30 (4): 914-971.
- STRUM, S.C. (1975). Primate predation: interim report on the development of a tradition in a troop of olive baboons. *Science*, 187: 755-757.
- STRUM, S.C. (1982). Agonistic dominance in male baboons: an alternative view. *International Journal of Primatology*, 3: 175-202.
- STRUM, S.C. (1983). Use of female by male olive baboons (*Papio anubis*). *American Journal of Primatology*, 5 (2): 93-109.
- SUGAWARA, K. (1979). Sociobiological study of a wild group of hybrid baboons between *Papio anubis* and *P. hamadryas* in the Awash Valley, Ethiopia. *Primates*, 20: 21-56.
- SUGAWARA, K. (1982). Sociological comparison between two wild groups of anubis-hamadryas as hybrid baboons.

- SUGAWARA, K. (1988). Ethological study of the social behavior of hybrid baboons between *Papio anubis* and *P. hamadryas* in free-ranging groups. *Primates*, 29 (4): 429-448.
- TARDIF, S.D. y RICHTER, C.B. (1981). Competition for a desired food in family groups of the common marmoset (*Callithrix jacchus*) and the cotton-top tamarin (*Saguinus oedipus*). *Lab. Anim. Sci.*, 31: 52-55.
- TAKAHATA, Y. (1982). The socio sexual behavior of japanese monkeys. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 59 (2): 89-108.
- TERRY, R.L. (1970). Primate grooming as a tension reduction mechanism. *J. Psychol.*, 76: 129-136.
- TINBERGEN, N.; IMPEKOVEN, M. y FRANCK, D. (1967). An experiment on spacing-out as a defence against predation. *Behaviour*, 28: 305-321.
- TRIVERS, R. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (Ed.): *Sexual Selection and the Descent of Man*. Chicago, Aldine.
- VOGEL, C. (1975). Soziale Organisationsformen bei catarrhinen Primaten. En G. Kurth e I. Eibl-Eibesfeldt (Eds.): *Hominisation und Verhalten*. Pp. 159-200. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag.
- WAAL, F.B.M. de y HOEKSTRA, J.A. (1980). Contest and predictability of aggression in chimpanzees. *Animal Behaviour*, 28 (3): 929-937.
- WAAL, F.B.M. de y YOSHIHARA, D. (1983). Reconciliation and redirected affection in rhesus monkeys. *Behaviour*, 85 (3-4): 224-241.
- WASHBURN, S.L. y DeVORE, I. (1967). The social life of baboons. *Scientific American*, 214: 62-71.
- WHITTEN, P.L. (1983). Diet and dominance among female vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Annual Journal of Primatology*, 5: 139-159.
- WILLIAMS, G.C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*. Princeton, Princeton University Press.
- WOLFHEIM, P.L. (1983). *Primates of the World. Distribution, Abundance, and Conservation*. Chur (Suiza), Harwood Academic Publishes GmbH.
- WRANGHAM, R.W. (1974). Artificial feeding of chimpanzees and baboons in their natural habitat. *Animal Behaviour*, 22: 83-94.

- WRANGHAM, R.W. (1979). On the evolution of ape social systems. *Social Science Information*, 18: 335-368.
- WRANGHAM, R.W. (1980). An ecological model of female bonded primate groups. *Behaviour*, 75: 262-300.
- ZUCKER, E.L. (1989). Initiation of feeding by provisioned patas monkeys: evidence for the protection hypothesis. *International Journal of Primatology*, 10 (2): 93-102.